BEITRÄGE

ZUR

MORPHOLOGIE DER KEIMPFLANZEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

VORGELEGT

EINER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

UNIVERSITÄT ROSTOCK

VON

ERNST KAUFHOLZ
AUS DUDERSTADT.

ROSTOCK.
UNIVERSITÄTS-BUCHDRUCKEREI VON ADLERS ERBEN.
1888.

Referent: Prof. Dr. **Goebel.**

Es ist eine allbekannte Thatsache, dass bei vielen Pflanzen bei der Keimung zunächst einfacher gestaltete Blätter auftreten, als die sind, die die Pflanze im erwachsenen Stadium besitzt. So lange diese Thatsache nun auch schon bekannt ist, ist es doch erst von Goebel (3, pag. 251 u. ff.) aufgestellt worden, wie diese „Primärblätter" zu deuten sind. Die Frage wird an der citierten Stelle dahin beantwortet, dass die „Primärblätter" Hemmungsbildungen der Folgeblätter sind.

Auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. Goebel, der mir auch einige früher von ihm gemachte Beobachtungen zur Verfügung stellte, unternahm ich es, die erwähnte Frage bei einer grösseren Anzahl von Pflanzen entwicklungsgeschichtlich und anatomisch zu untersuchen. Es sollen dabei stets zunächst die thatsächlichen Verhältnisse geschildert und dann daraus allgemeine Schlüsse zu ziehen versucht werden.

A. Farne. (Fig. 1—13.)

Betrachten wir die bei der Keimung der Reihe nach auftretenden Blätter eines reich gefiederten Farns, z. B. Onychium japonicum, so zeigt sich der Cotyledo als ein kleines, kurzgestieltes vierfiederiges Blatt (Fig. 1a). Die Fiederung ist bei den Cotyledonen verschiedener Pflanzen verschieden ausgebildet: bei einem zeigen sich die Fiedern nur als kleine, abgerundete Zähne, alle ungefähr in gleicher Höhe (Fig. 1α); bei einem anderen sind zwei seitliche Fiedern von zwei mittleren, welche bedeutend höher stehen als die seitlichen, abgetrennt (Fig. 1a). Den Uebergang zwischen beiden vermittelt eine Form, bei der die Mitte des Blattes durch einen tiefen Einschnittt gespalten

ist, so dass je zwei seitliche Fiedern vorhanden sind, wie Fig. 2a von Asplenium lucidum zeigt, für das im Grossen und Ganzen dieselben Verhältnisse wie für Onychium japonicum gelten. In diesem Falle beruht die Fiederung des Cotyledo auf Dichotomie. Das erste Blatt zeigt schon eine reichere Gliederung. An den Fiedern ersten Grades sind solche zweiten Grades aufgetreten. Die letzten Fiedern zeigen sich hier paarig und sind gleichmässig ausgebildet. Beim folgenden Blatt haben die Fiedern ersten Grades noch mehr solche zweiten Grades bekommen. Auch versuchen sich von der Hauptspitze noch mehr Seitenfiedern ersten Grades loszulösen. Zwischen beiden, den schon abgelösten und den noch mit der Hauptspitze vereinigten Seitenfiedern, hat sich ein Stiel eingeschoben. Bei dem dritten Blatte sind die beiden bei dem vorhergehenden angedeuteten Seitenfiedern vollständig abgeschnürt worden. Es hält nun nicht schwer, sich die weitere Ausbildung der Blätter vorzustellen. An der Hauptspitze bilden sich immer neue Seitenfiedern, die, je weiter sie von derselben entfernt sind, eine um so reichere Fiederung zur Schau tragen. An diesen Seitenfiedern ersten Grades bilden sich nun solche zweiten, an diesen solche dritten Grades u. s. w., kurz mit dem Erstarken der Keimpflanzen nimmt auch die Zahl dieser Fiedern und die Grösse des Blattes zu. Wie gross aber auch die Anzahl der Fiedern sein mag, immer sind ihre letzten, d. h. die die Spitze einnehmenden, dichotom verzweigt (Fig. 3c); und wie wir weiter unten sehen werden, kommt das ganze Blatt überhaupt durch wiederholte Dichotomie zu Stande.

Hand in Hand mit der Entwickelung der Blattspreite geht auch die des Stieles und der Nervatur. Der Stiel ist bei dem Cotyledo fadenartig dünn und sehr kurz. Nachgerade wird er stärker und länger. Auch zwischen die einzelnen allmälig zur Abschnürung gelangenden Seitenfiedern ersten u. s. w. Grades schieben sich Stielstücke ein.

Die Nervatur ist bei dem zuletzt beschriebenen Cotyledo (Fig. 2a) eine vollständig dichotome. Bei den beiden anderen tritt dieselbe nicht so sehr zu Tage, da das Übergewicht der beiden mittleren Fiedern die Dichotomie stört. Bei dem ersten Blatte hat sich zwar schon ein Hauptnerv ausgebildet, allein, sobald die Seitennerven in ihre Blatteile eintreten, zeigen sie dichotome Nervatur, falls nicht eine ähnliche Störung

eintritt wie bei dem Cotyledo. Sobald sich an den Seitenfiedern ersten Grades solche zweiten Grades entwickelt haben, tritt auch in ersteren ein Hauptnerv hervor. Bei Fig. 1d zeigt sich die erste Fieder zweiten Grades an der untersten Seitenfieder selbst einfach, aber der in sie eintretende Nerv hat sich in zwei gegabelt. Hier hat die Pflanze offenbar nicht mehr die genügende Kraft gehabt, die zweite Fieder zu bilden. In ähnlicher Weise, wie die Fiederung eine reichere wird, wird auch die Nervatur verzweigter, aber immer sind ihre letzten Verzweigungen dichotom. Bei der Gliederung der Nerven sehen wir, dass niemals zwei Seitennerven von demselben Punkte aus entspringen. Verfolgen wir die Verzweigungen einige Zeit, so sehen wir, dass sich immer abwechselnd der rechte und linke Ast stärker entwickelt und zum Hauptnerv wird.

Aus der vorhergehenden Beschreibung der Blätter ist aber nicht zu folgern, dass dieselben bei allen Pflanzen derselben Species genau in derselben Reihenfolge auftreten. Wie schon aus der Beschreibung der Cotyledonen hervorgeht, sind die Blätter bei verschiedenen Pflanzen ungleich entwickelt. Bei der Durchsicht einer Reihe von Keimpflanzen findet man, dass die frühere oder spätere reichere Ausbildung der Fiedern ganz von der Kräftigkeit der Keimpflanzen abhängt. Je kräftiger eine Pflanze ist, desto rascher entfalten ihre Blätter eine grössere Anzahl von Fiedern, wie Fig. 2a u. b, Fig. 3a u. b. zeigen. Beide stellen den Cotyledo und das erste Blatt einer Keimpflanze von Asplenium lucidum dar. Die in Fig. 3a u. b gezeichneten Blätter sind von einer kräftigen Pflanze, während die in Fig. 2 gezeichneten von einer weniger kräftigen genommen sind.

Bei Osmunda regalis zeigen die Primärblätter eine noch grössere Abweichung von den Folgeblättern, als bei den vorhergehenden Arten. Der Cotyledo ist ein kleines Blättchen von nierenförmiger Gestalt. Das erste Primärblatt zeigt im wesentlichen dieselbe Form und besitzt in der Mitte, dem Blattstiele gegenüber, eine kleine Vertiefung, die erste Andeutung zu einer Fiederung. Beim folgenden Blatt sind die unteren Ecken weiter heruntergezogen und dem Blattstiel bedeutend genähert, wodurch es die Form zweier halbkreisförmiger Lappen annimmt, die mit ihren geraden Kanten verwachsen sind (Fig. 4c).

Diese drei Blätter sind von einer Keimpflanze. Da ich die Keimlinge nicht aus Sporen gezogen, sondern auf einem Moore gesammelt habe, so waren die unteren Blätter immer verfault, wenn weiter entwickelte auftraten. Es sind deshalb die nun folgenden Blätter von verschiedenen Keimpflanzen zusammengestellt, wie sie wohl nach einander auftreten.

An das zuletzt beschriebene Primärblatt schliesst sich das in Fig. 5a gezeichnete von wesentlich gleicher Gestalt an. Allein die unteren Ränder sind noch weiter dem Blattstiele genähert, auch hat sich unterhalb des grössten Breitendurchmessers ein flacher Ausschnitt gebildet, der die Anlage zur Fiederung anzeigt.

Die bis jetzt beschriebenen Blätter zeigen fast keine Ähnlichkeit mit dem Folgeblatt. Was sie so sehr unähnlich macht, ist der Mangel einer Spitze und die Ausdehnung in die Breite. Die an dem zuletzt beschriebenen Blatte angedeutete Fiederung kommt aber niemals zur Verwirklichung, so lange die Hauptspitze nicht ausgebildet ist; wenigstens wurde kein in dieser Weise entwickeltes Primärblatt gefunden.

Wir kommen jetzt zu den Primärblättern mit ausgebildeter Spitze. Dieselbe ist bei ihrem ersten Auftreten klein, halbkreisförmig und erhebt sich wenig über die beiden Seitenlappen (Fig. 5b); letztere zeigen die schon oben beschriebene Form von Fig. 4c. Im weiteren Verlauf strecken sich sowohl die Spitze wie die beiden Seitenlappen. Erstere erhebt sich jedoch bedeutend über letztere, die nur noch wenig mit der Hauptspitze zusammenhängen. Alle drei haben jetzt schon die Form der Fiedern an den Folgeblättern. Einen Schritt weiter sind die beiden seitlichen Fiedern abgeschnürt und zeigen ihrerseits schon wieder die Anlage von Tochterfiedern und zwar auf ihrer unteren Seite, während auf der oberen noch keine Andeutung von einer Fieder vorhanden ist.

Es ist wohl nicht nötig, noch näher auf die nun folgenden Verzweigungen einzugehen. Man sieht ihre Reihenfolge am besten aus den Figuren 5e und f. Nur auf eins will ich noch einmal hinweisen. Es treten die Fiedern zweiten Grades immer zuerst an der unteren Seite der Fiedern ersten Grades auf. Die Fieder auf dieser Seite kann schon vollkommen ausgebildet sein und die Gestalt der Fiedern am Folgeblatt zeigen, während die auf der oberen Seite der Mutterfieder sich befindliche nur

erst als eine mehr oder minder starke Hervorwölbung auftritt ohne bestimmte Gestalt.

Das im Vorhergehenden bei Onychium japonicum über den Stiel gesagte gilt in gleicher Weise von Osmunda regalis.

Die Nervatur des Cotyledo beruht auf wiederholter Dichotomie. Der Nerv gabelt sich bei seinem Eintreten in zwei gleiche Teile, von denen jeder wiederum mehrere Teilungen erfährt. Dieselben tragen alle dichotomen Charakter. Das erste Blatt zeigt wesentlich dieselbe Nervatur, nur sind der grösseren Blattfläche entsprechend auch mehr Nervenendigungen vorhanden: beim Cotyledo 13, beim ersten Blatte 19. Beim folgenden Blatte ist in der weiteren Ausbildung auch nur eine reichere Verzweigung zu bemerken. Ein Hauptnerv ist noch nicht vorhanden. Wohl tritt ein solcher bei dem in Fig. 5a gezeichneten Blatte in jeder Hälfte auf. Aber sowohl ihre Endigungen wie die Verzweigungen der Seitennerven sind dichotom. Mit dem Auftreten einer Spitze am Blatte (Fig. 5b) entwickelt sich nicht gleich für dieselbe ein besonderer, die direkte Fortsetzung des Stielnervens bildender Strang. Er erscheint vielmehr als der eine Zweig des sich dichotom teilenden Stranges, der in den einen Lappen eintritt. Hier haben wir auch die Erscheinung, dass auf der einen Seite des Blattes schon ein Hauptnerv vorhanden ist, während auf der anderen die Verzweigung noch als dichotome betrachtet werden kann. Die Ausbildung des Hauptnervens kommt hier also auch, wie wir bei der Verzweigung in diesem Blatte sehen, durch sympodiale Dichotomie zu stande. Hatte sich in den beiden letzten Fällen auch schon ein Hauptnerv ausgebildet, so war doch die erste Verzweigung eine dichotome. Dies hört auf, sobald sich die Spitze mehr entwickelt hat und ihren eigenen Nervenstrang bekommt (Fig. 5c). Die Nervenverzweigungen in den nun folgenden Blättern zeigen alle dasselbe Bild: Ausbildung eines Mittelnervs und dichotome Endigung desselben einerseits und dichotome Verzweigung der sich von ihm abgliedernden Seitennerven andererseits. Auf einen Umstand will ich hier noch aufmerksam machen. Wenn an einer Fieder noch keine Andeutung einer Verzweigung am Rande, z. B. durch Einbuchten desselben, gegeben ist, so zeigt sich eine solche schon in den Nerven. Es strahlen scheinbar von einem Punkte eine Anzahl von Nerven aus, in der That haben wir es aber mit dichotomer Verzweigung

zu thun, nur sind die zwischen jeder Gabelung liegenden Stücke sehr kurz. Zwischen der Ansatzstelle dieses Seitennervens und der des darauf folgenden an dem Mittelnerven liegt ein grosses Stück des letzteren ohne Seitennerven, wie sonst nirgends am ganzen Blatte. Diese reichlichere Nervatur und das ohne Seitennerven verlaufende Stück des Hauptnerven sind die ersten Anzeichen einer Tochterfieder. Bei den Nerven macht sich in gleicher Weise, wie bei den Fiedern, ein Unterschied zwischen der unteren und oberen Seite geltend.

Betrachten wir nun einen Farn, der keine so reiche Fiederung zeigt, z. B. Pteris hastata. Der Cotyledo besitzt eine unregelmässige gewellte ovale Gestalt. Das erste Blatt sitzt mit schwach herzförmiger Spreite auf dem Blattstiel und zeigt in der Mitte des Randes, dem Blattstiele gegenüber, eine schwache Einsenkung, die erste Anlage zur Fiederung. Die Einsenkung ist bei dem folgenden Blatte schon bis zur Mitte gediehen, wodurch zwei ovoide Blattlappen entstehen. Dieselbe wird bei dem dritten Blatte noch tiefer. Sowohl an dem oberen Teile, wie an der Seite macht sich jetzt eine Abplattung bemerkbar, wodurch drei Ecken gegeben werden, die bei den beiden folgenden Blättern immer deutlicher hervortreten. Zugleich wird die Einsattlung vollständig, sodass bei Fig. 6f jede Fieder einen kleinen Stiel besitzt. Bei den letzten beiden Blättern ist der Blattrand auch gezähnt, während er bei den vorhergehenden ganzrandig war. Bei dem nun folgenden Blatte tritt noch eine unpaare mittlere Fieder hinzu, wodurch die Gestalt des Primärblattes schon mehr an die des Folgeblattes erinnert. Die Fiederblätter haben eine gerundet rhombische Form.

Auf die Gestalt der nun folgenden Primärblätter noch näher einzugehen, hat wenig Interesse, da ja mit dem Auftreten der Hauptspitze im wesentlichen die Form des Folgeblattes gegeben ist. Wir wollen nur noch erwähnen, dass die erste Anlage von Fiedern zweiten Grades meistens auch auf der unteren Seite der Mutterfieder geschieht, in einigen Fällen ist die auf der oberen Seite befindliche Tochterfieder die stärkere.

Der Nerv gabelt sich bei seinem Eintritt in den Cotyledo in zwei Äste, von denen der rechte unverzweigt zum Blattrande geht, während der linke noch zwei Teilungen erfährt. Die Nervatur der folgenden Blätter zeigt nichts Eigentümliches.

Der Nerv teilt sich bei seinem Eintritt in das Blatt in zwei gleiche Äste. Je ein solcher Ast tritt in einen Blattlappen ein, wo er sich in Folge wiederholter Dichotomie, je nach der Grösse der Blattlamina, reich verzweigt. Etwas Neues tritt erst auf, wenn sich in jedem Fiederblatte ein Mittelnerv entwickelt (Fig. 6e), aber hier gilt auch das, was ich schon wiederholt zu betonen Gelegenheit hatte, die Endigungen der Hauptnerven und die Verzweigungen der Seitennerven sind dichotom. Der Hauptnerv tritt bei Fig. 6f noch deutlicher hervor. Mit dem folgenden Stadium, Entwicklung der Blattspitze, hört auch die Dichotomie des Stielnervens bei seinem Eintritt in die Lamina auf.

Auf die Nervatur der Folgeblätter und ihr Verhältnis zu den Primärblättern werden wir weiter unten zu sprechen kommen. Hier wollen wir noch kurz die Primärblätter einiger anderer Farne besprechen.

Fig. 7 zeigt dieselben von Aneimia Phyllitidis. Ihre Gestalt weicht in ähnlicher Weise ab von der der Folgeblätter, wie die von Pteris hastata. Die Nervatur ist bis zum fünften Blatte eine dichotom verzweigte. Mit der Entwicklung der Fiedern hört dieselbe theilweise auf. Auch kommt hier noch hinzu, dass Nervenanastomosen auftreten.

Bei Blechnum setulosum sind zwar schon beim ersten Blatte zwei Fiedern vorhanden, allein die zweite Fieder ist noch nicht vollständig losgetrennt. Auch bemerkt man bei dem die Spitze einnehmenden Blatteile die Anlage zweier weiteren Fiedern, die beim folgenden Blatt als selbständige auftreten. In ähnlicher Weise entwickeln sich die folgenden Blätter weiter bis zur fertigen Form, die sich von vorliegender nur durch eine grössere Anzahl von Fiedern unterscheidet. Die Nervatur ist beim Cotyledo dichotom. Beim folgenden Blatt tritt die Nervenverzweigung auf, die wir schon oft erwähnt haben bei Blättern mit einem Mittelnerven.

Fig. 9a—c u. I—IV zeigt Cotyledo und die ersten Primärblätter von Pteris cretica, die sehr schön die Verschiedenheit derselben bei Pflanzen einer Species illustrieren.

In der Litteratur finden sich Angaben über Primärblätter der Farne unter anderem in Kny's[1]) Abhandlung über Ceratopteris thalictroides. Derselbe bringt dort Abbildungen

[1]) Kny 2. Tafel IV., pag. 42 u. ff.

von Primärblättern mit dichotomer Nervatur. Er zeigt, wie bei zunehmendem Wachstum die Grösse der Blätter, die Zahl der Nerven und Fiedern zunimmt. Auch giebt er noch an, dass die Wedel, ungefähr bis zum zehnten, ausser den Stipularschuppen keine anderen Trichome producieren, während bei den folgenden an Stiel und Spreite successive Spreuschuppen auftreten.

Ähnliche Verhältnisse hat A. Braun bei Marsilia Ernesti gefunden. Man vergleiche dazu Goebel[1]), wo auch auf das Verhältnis der Primärblätter zu den Folgeblättern näher eingegangen wird.

Gehen wir jetzt zu dem Verhältnis der Primärblätter zu den Folgeblättern über und zwar zunächst bei Onychium japonicum. Hierbei wurde auch die Entwicklungsgeschichte so weit verfolgt, als es für unseren Zweck erforderlich erschien. Leider gelang es nicht, die Anlagen von Blättern aufzufinden, so lange die Scheitelzelle noch thätig war. Es konnte also auch nicht konstatiert werden, ob sich Onychium japonicum ebenso verhält wie Ceratopteris thalictroides, von dem Kny[2]) nachgewiesen hat, dass die Scheitelzelle der Blattanlage desto später ihr Wachstum einstellt, je grösser das aus dieser Anlage entstehende Blatt ist. Die Zellteilungen einer Blattspitze von einer erwachsenen Pflanze, wie Fig. 11 sie darstellt, lassen sich sehr gut in das von Sadebeck[3]) gegebene Schema hineinpassen. Zu diesem Zwecke betrachten wir den Zellcomplex, der durch die beiden Linien aa_1 und bb_1 von den übrigen Zellen abgegrenzt ist. In ihm ist durch Auftreten der Tangentiale r_1 eine Schichtzelle (I) ersten Grades, sowie eine Randzelle zweiten Grades gebildet worden. Die letztere wird durch die Radiale δ_1 in zwei gleichwertige Randzellen zerlegt, in denen die Tangentialen r_2 zwei Schichtzellen (II u. II_1) zweiten und die Randzellen dritten Grades hervorrufen. In letzteren treten die Wände δ_2 auf, wodurch wir vier Randzellen dritten Grades erhalten, in denen durch die Tangentialen r_3 die Schichtzellen (III, III_1) dritten und die Randzellen vierten Grades von einander gesondert werden. Bis hierher beruht die Entwicklung auf echter Dichotomie, was aber jetzt, wie wir aus der folgenden Zellteilung sehen, aufhört. In dem seitlichen Zell-

[1]) Goebel 3. Seite 253.

[2]) Kny 2. pag. 39.

[3]) Sadebeck 1. Fig. 12, pag. 11 u. ff.

komplex, der begrenzt ist durch δ_1 und δ_2, tritt die Radiale δ_3 auf und bildet zwei Randzellen. Aber nur in einer von ihnen wird durch die Tangentiale r_4 eine Schichtzelle (IV) vierten und eine Randzelle fünften Grades gebildet. Weitere Zellteilungen waren noch nicht eingetreten, aber wir zweifeln keinen Augenblick daran, dass sie in der von Sadebeck angegebenen Weise sich weiter vollziehen werden. Die Randzelle nun, in der keine neue Schichtzelle abgetrennt ist, bleibt jetzt in ihrem Wachstum etwas hinter der anderen Randzelle zurück. Bei der nächsten Zellteilung wird die Schichtzelle in der rechten Randzelle abgetrennt, wodurch wir auf der linken Seite eine im Wachstum zurückbleibende Randzelle gebildet sehen. In dieser Weise geht es weiter, von den jedesmal gebildeten zwei Randzellen bleibt abwechselnd die rechte und linke im Wachstum zurück. Hierdurch wird dann eine mehr oder minder halbkreisförmige Hervorwölbung gebildet, die die Anlage der Fieder ersten Grades darstellt. Auch beruht auf der Art und Weise dieser Zellteilung die strahlige Anordnung der Randzellen.

In den soeben beschriebenen Schichtzellen geht die Differenzierung des Blattnervens vor sich. Da nun in jede Hervorwölbung nur ein Nervenast hineingeht, so repräsentiert die Anlage eines neuen Astes auch die einer Fieder ersten Grades.

Auf der Seite von bb_1 sehen wir an der Zelle x eine ähnliche Erscheinung, wie wir sie bei IV gesehen haben. In den Zellen, die unter x liegen, haben wir jedenfalls auch Schichtzellen vor uns. Diese vereinigen sich mit dem Mittelstrang von Schichtzellen, dessen letzte hier mit I bezeichnet ist, später als die auf der anderen Seite sich befindlichen Schichtzellen IV, III, II. Hieraus folgt nun, dass der rechte Strang, dessen Endzelle wir mit x bezeichnet haben, älter ist als der linke. Es folgt ferner, dass nach Lostrennung des rechten Astes der damalige linke, jetzt schon wieder aus einem rechten und linken bestehend, sich stärker entwickelt haben muss. In ähnlicher Weise wird bei dem von uns betrachteten Zellcomplexe sich der rechte Ast weiter entwickeln und wieder einem rechten und linken Strang seinen Ursprung geben.

Wenn wir nun die Spitzen der Seitenfiedern nach ihrer Ordnung einer Revision unterwerfen, so finden wir, dass, je höher die Ordnung der Fieder ist, desto mehr ihre Spitze sich

abplattet, die Entstehung der Tochterfiedern immer höher an dem Vegetationspunkte der Mutterfieder hinaufrückt, so dass wir zuletzt eine dichotome Entstehung derselben haben (Fig. 10a—e). Wir haben hier also den Übergang von der seitlichen Entstehung der Fiedern zur dichotomen. Vergleichen wir die Zellteilungen einer Spitze (Fig. 11) mit seitlicher Entstehung der Fiedern mit einer solchen mit dichotomer (Fig. 12), so finden wir, dass dieselben vollkommen übereinstimmen. In beiden Figuren bezeichnen Buchstaben und Zahlen dasselbe. Während aber bei Fig. 11 nach einer Reihe von Teilungen noch nichts oder nur wenig von einer Tochterfieder zu sehen ist, auch rechts nicht, sieht man in Fig. 12 die Anlage der jungen Tochterfieder schon ganz deutlich und die nächst ältere ist schon ziemlich selbständig geworden. So kommt es, dass uns Fig. 12 das Bild der dichotomen Entstehung der Fiedern in klarer Weise zeigt, während die Dichotomie bei Fig. 11 durch das Zusammenrücken der Fiedern verdunkelt und zu einer seitlichen wird. In der That haben wir es aber mit einer Dichotomie zu thun. Dies wird noch bestätigt dadurch, dass man gar nicht so selten Farnblätter antrifft, die statt einer zwei Hauptspitzen haben. Solche Fälle habe ich bei Pteris leptophylla und Pteris cretica beobachten können. Auch Aspidium filix mas, var. cristatum kann herangezogen werden. Von anderen Farnen zeigt Cystopteris montana auch dichotome Fiederung an den Seitenfiedern. Auch kann man an Keimpflanzen ganz allmälige Übergänge von der dichotomen zur seitlichen Fiederung, z. B. an Asplenium viride, beobachten.[1])

Bei der Deutung der Fig. 4c, 5a gezeichneten Primärblätter von Osmunda regalis und der Fig. 6d—f von Pteris hastata haben wir zwei Möglichkeiten, entweder können wir annehmen, dass die Spitze des Blattes vollständig verkümmert ist, oder dass die Blattanlage sich gespalten hat. Gegen die erstere Annahme spricht nun die Gestalt der ersten Primärblätter, also bleibt uns nur noch die zweite Deutung. Die übrigen Primärblätter lassen sich mit leichter Mühe mit den Folgeblättern in Beziehung bringen.

Von Pteris hastata will ich nur noch erwähnen, dass die

[1]) Beide Mitteilungen verdanke ich der Güte des Herrn Prof. Dr. Goebel, von dem auch Fig. 13 stammt.

Fiedern an den Folgeblättern eine etwas andere Gestalt haben, die unteren sind schief oblong, die oberen eirund oder lanzenförmig.

Wir haben also gesehen, dass alle Primärblätter der Farne dichotome Nervatur haben, dass ein Teil von ihnen auch dichotom gefiedert ist, und dass sich diese Verhältnisse bei einigen auch an Blättern der erwachsenen Pflanze klar erhalten, bei anderen dagegen nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte noch wahrzunehmen sind. Aus all' diesem können wir nun den Schluss ziehen, dass die Primärblätter uns das ursprüngliche Verhalten der Farne vorführen, dass die dichotome Verzweigung oder Nervatur die den Farnen ursprüngliche ist, welche aber im Laufe der Entwicklung verloren gegangen ist.

B. Coniferen. (Fig. 14—20.)

Die Untersuchung beschränkt sich bei diesen Pflanzen hauptsächlich auf die Anatomie. Die Cotyledonen wurden der Vollständigkeit wegen mit behandelt.

I. Abietineen. 1. Pinus. Die Cotyledonen von Pinus Pinea zeigen im Querschnitt[1]) die Form eines Paralleltrapezes, dessen kleinere Seite die obere ist, die nach der Spitze des Blattes zu in eine abgerundete Kante übergeht, oder auch von vornherein als solche auftreten kann, wie es bei Pinus sylvestris ist. Das Blatt ist höher als breit. Die Primärblätter sind einfach, flach[2]), im Querschnitt rhombisch mit gewölbter Ober- und Unterseite. Die Breite überwiegt die Höhe um ein Geringes. Die Folgeblätter stehen, wie bekannt, in Büscheln auf Kurztrieben und sind an ihrer Basis von einer häutigen Scheide umschlossen. Sie besitzen eine plane Oberseite und convexe Unterseite, wodurch ihr Querschnitt eine halbmondförmige Gestalt bekommt. Ihre obere Seite ist jedoch nicht immer dem Lichte zugewendet, „vielmehr zeigen sie keine bestimmte Lage zum Horizont".[3])

Die Verdickung der Epidermis zeigt eine fortschreitende Entwicklung vom Cotyledo zum Laubblatt. Während ihre Zellwände bei den Cotyledonen gar nicht verdickt sind, zeigen sie bei den Primärblättern eine schwache Verdickung,

[1]) Die Beschreibung der Blattform bezieht sich bei Coniferen immer auf den Querschnitt.

[2]) Thomas 4. pag. 361.

[3]) Stahl 8. pag. 23.

die bei den Kurztriebnadeln am stärksten ausgebildet ist. Als Epidermisgebilde wurden bei den Cotyledonen von Pinus Pinea wohl ausgebildete Haare gefunden (Fig. 15), worauf hier hingewiesen wird, da die Coniferen teilweise als haarlose Pflanzen bezeichnet werden, obwohl schon Berthold[1]) verschiedene Haarformen von Coniferen beschreibt. Die Haare von Pinus Pinea sind entweder einfach oder verzweigt. Die einfachen Haare erheben sich auf einer Epidermiszelle, die verzweigten gewöhnlich auf mehreren. Die Verzweigung findet entweder gleich an der Basis statt oder erst später, oder es treten auch beide Verzweigungsarten an demselben Haare auf. Die Haare sind bis siebenzellig. Ihre Wände sind etwas verdickt. Sie endigen meist spitz, doch kommen auch solche mit abgerundeter Spitze vor. Bei den Primärblättern zeigen sich die Ränder mit deutlichen Zähnen besetzt, die bei dem Folgeblatt nur schwach oder gar nicht ausgebildet waren. Spaltöffnungen[2]) besass der Cotyledo auf den Flanken und der Oberseite in mehreren Reihen, die Primär- und Folgeblätter hatten sie auf beiden Seiten gleich.

Das Hypoderm ist bei allen drei Blattformen ausgebildet. Bei den Cotyledonen ist es unverdickt und zeigt im Querschnitt rundliche, im Längsschnitt in der Richtung des Blattes gestreckte Zellen; das der Primärblätter ist ihm ähnlich. Bei den Kurztriebnadeln dagegen gestaltet es sich zu einer oder mehreren stark verdickten Zellagen. Sowohl Epidermis als auch Hypoderm zeigen bei dem letzteren in ihren Mittellamellen Verholzung[3])

Das Parenchym der Cotyledonen (Fig. 16) besteht aus unregelmässigen Zellen, die schwache Einbuchtungen zeigen, ein Verhalten, wie es das Parenchym des Teils der Kurztriebnadeln darbietet, das von der häutigen Scheide umschlossen ist. Ein Pallisadenparenchym ist bei den Cotyledonen und Primärblättern nicht entwickelt. Bei letzteren waren auch die Faltungen des gefalteten Parenchyms nicht so constant und tief, wie bei den Folgeblättern.[4])

---

[1]) Berthold 6. pag. 11.

[2]) Hildebrand 22. pag. 149.

[3]) Der Nachweis der Verholzung gründet sich immer auf das Rotfärben der Zellwände nach Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure.

[4]) Thomas 5. pag. 41.

Das Gefässbündel, von einer verholzten „Schutzscheide“ [1]) bei den Primär- und Kurztriebnadeln umschlossen, entbehrt einer solchen bei den Cotyledonen (Fig. 17). Zwar finden sich im Längsschnitt Zellen, die in der Richtung des Blattes gestreckt sind, aber sie sind unverholzt und setzen sich auch auf dem Querschnitt nicht so deutlich gegen das übrige Parenchym ab. Vor allen Dingen zeigen sie auf den radialen Wänden keine einfachen Tüpfel.[2]) Die Verholzung ist bei den Zellen der Schutzscheide der Primärblätter nur schwach, bei denen der Folgeblätter tritt sie bedeutend stärker hervor.

Das Gefässbündel selbst ist bei den Cotyledonen ungeteilt, bei den Primärblättern nur durch eine Zellreihe gespalten. Die Spaltung verschwindet bald nach der Spitze zu. Die Kurztriebnadeln haben bekanntlich ein durch mehrere Zellreihen in zwei Hälften gespaltenes Gefässbündel, dessen beide Teile so gegeneinander gedreht sind, dass sie nach dem Holzteil zu convergieren, nach dem Siebteil zu divergieren (Fig. 18a—c). Die Spaltung ist aber nicht in allen Teilen der Nadel von der gleichen Stärke. Im unteren Teile, wo das Blatt noch in der häutigen Scheide steckt, sind beide Teile des Gefässbündels durch drei Zellreihen getrennt. Geht man weiter nach oben, so findet man ein Drittel von der Spitze nur noch eine Zellreihe. Diese verschwindet zunächst im Gefässteil, der zuerst ein einheitlicher wird, bis $^1/_2$ cm von der Spitze entfernt die Verschmelzung eine vollständige geworden ist. Nur eine geringe Divergenz resp. Convergenz der einzelnen Reihen deutet noch auf die frühere Spaltung hin. Solche geringe Divergenz der Zellreihen ist auch im unteren Teile der Primärblätter vorhanden.

Der Tracheïdensaum ist bei den Primärblättern und Kurztriebnadeln stärker entwickelt, als bei den Cotyledonen. Im unteren Teile, innerhalb der häutigen Scheide, finden sich bei den Folgeblättern von Pinus Pinea verholzte, mit einfachen Tüpfeln versehene, Inhalt führende Zellen, die den Cotyledonen fehlen. Beim Primärblatt sind nur wenige vorhanden.

In Bezug auf Harzgänge herrscht grosse Verschiedenheit. Während bei den Cotyledonen und Primärblättern von Pinus Pinea dieselben das Blatt bis mindestens zur Mitte durchzogen,

[1]) Thomas 5. pag. 45.

[2]) Zimmermann 23. pag. 7. Separatabdruck aus der Flora, 1880.

waren bei den Folgeblättern nur sehr kurze vorhanden im unteren Teile.

Bei P. silvestris besteht das Gewebe, das die beiden Gefässhälften trennt, aus stark verdickten, verholzten Sklerenchymfasern, die sowohl vor dem Holzteil als auch vor dem Siebteil eine Schicht bilden. Die Verschmelzung der beiden Gefässbündelhälften tritt hier später ein, als bei Pinus Pinea.

Die Cotyledonen von P. Laricio hatten keine Harzgänge, bei den Kurztriebnadeln liegen sie mitten im Parenchym. Nebenharzgänge treten bei den Cotyledonen nicht auf, bei den Primärblättern sind nur wenige vorhanden, bei den Folgeblättern liegen mehrere unter der Epidermis und zuweilen auch unter dem Holzteil des Gefässbündels.

2. Abies. A. excelsa. Die Cotyledonen haben im Querschnitt die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks mit abgerundeter Spitze, die der Oberseite entspricht. Das Primärblatt macht den Eindruck, als ob es aus zwei gewölbten Kappen, von denen die obere die grössere ist, zusammengesetzt wäre. Die Gestalt des fertigen Blattes können wir uns aus der des Primärblattes durch Eindrücken unterhalb der beiden Harzgänge entstanden denken, wodurch das Blatt eine grössere Ausdehnung in der Höhe bekommt.

Die Epidermis zeigt beim Cotyledo und Primärblatt nur schwache Verdickung. Unter derselben liegen wenige verdickte Hypodermzellen, während bei dem Folgeblatt unter der stärker verdickten Epidermis eine nur an wenigen Stellen unverdickte Hypodermschicht sich befindet, die verholzt ist.

Das Parenchym zeigt beim Cotyledo keine Sonderung in Palli-saden- und Schwammparenchym, während bei den beiden anderen Blattformen eine solche vorhanden ist. Bei dem Folgeblatt waren die Wände desselben verdickt und zeigten nach der Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure schwache Rotfärbung. Auch waren die Einbuchtungen im Schwammparenchym bei dem Folgeblatt stärker als bei dem Primärblatt.

Die Schutzscheide um das Gefässbündel war bei dem Cotyledo nur auf dem Längsschnitt deutlich zu erkennen, Verholzung zeigte sie nicht. Bei dem Primär- und Folgeblatt war Verholzung der Scheide vorhanden, bei letzterem stärker als bei ersterem.

Das Gefässbündel ist bei dem Cotyledo ungeteilt, beim

Primär- und Folgeblatt ist es durch eine Zellreihe in zwei Hälften gespalten. Diese Trennung erlischt aber bei dem Primärblatt sehr bald, während sie sich bei dem Folgeblatt bis dicht unter die Spitze erhält. Im Siebröhrenteil, d. h. vor demselben, zeigen sich bastartig verdickte, verholzte Sklerenchymfasern, die bei dem Folgeblatt in zwei Reihen auftreten, beim Primärblatt nur einzeln vorhanden sind und dem Cotyledo fehlen.

Harzgänge sind bei dem Cotyledo nicht vorhanden, bei den anderen Blättern zeigen sich zwei, und zwar sind sie äusserlich als ovale Erhebungen kenntlich. Die Erhebungen gehen jedoch weiter als die Harzgänge.

Bei Abies Douglasii sind die Unterschiede nicht so stark. Hier hat das Primärblatt einen dem Folgeblatt ähnlichen Bau.

II. Taxodineen. Wellingtonia gigantea. Der Cotyledo (Fig. 20a) zeigt im Querschnitt eine halbmondförmige Gestalt, und zwar ist die nicht gewölbte Fläche die Unterseite, das Primärblatt ist elliptisch und das Folgeblatt zeigt eine rhombische Figur. Die Cotyledonen und Primärblätter sind abstehend, lang und besonders die letzteren flach, während das Folgeblatt kurz, anliegend und fleischig ist.

Die Verdickung der Epidermis nimmt vom Cotyledo zum Folgeblatt an Stärke zu. Eine Hypodermis ist bei dem Cotyledo nicht entwickelt, beim Primärblatt zeigen sich einige verholzte verdickte Hypodermzellen in den Flanken des Blattes, während bei dem Folgeblatt eine Schicht stark verdickter und verholzter Zellen unter der Epidermis sich befindet. Diese Schicht ist nur an dem unteren Teile der Oberseite nicht in der Stärke entwickelt wie auf der Unterseite und dem oberen Teile der Oberseite.

Im Gefässbündel selber ist kein Unterschied. Der Tracheïdensaum ist bei dem Cotyledo fast gar nicht entwickelt, bei dem Primärblatt ragen nach jeder Seite zwei knopfartige Vorsprünge von Tracheïden in das Gewebe hinein, die bei dem Folgeblatt sich als zwei Keulen darstellen.

Der Harzgang liegt bei dem Cotyledo und Primärblatt in der Mitte der Unterseite, dicht unter der Epidermis, beim Folgeblatt mitten im Parenchym.

Bei Taxodium distichum treten so grosse Differenzen nicht auf, da die Folgeblätter nadelförmig bleiben und ausserdem in jedem Herbst abfallen. Die ersten Blätter stehen in Quirlen

um den Stamm, die folgenden sind gescheitelt. Die Gestalt des Cotyledo ist dreieckig, die der Primär- und Folgeblätter lang elliptisch, letztere etwas breiter als erstere. Dem Cotyledo fehlen die Spaltöffnungen auf der Unterseite, bei den Primärblättern sind sie auf beiden Seiten gleich, und bei den Folgeblättern steht auf der Oberseite je eine Reihe zu beiden Seiten des Nervs, während auf der Unterseite eine grosse Anzahl vorhanden ist.

Bei den Cotyledonen und Primärblättern ist das Pallisadenparenchym nicht deutlich entwickelt, bei dem Folgeblatt deutlicher. Die Faltungen des Schwammparenchyms sind bei den Cotyledonen am schwächsten, bei den Folgeblättern am stärksten ausgebildet. Im Gefässbündel war nur ein Unterschied hinsichtlich der Zahl der Tracheïden zu bemerken. Ein Harzgang fehlt den Cotyledonen, bei den Primär- und Folgeblättern liegt er in der Mitte der Unterseite.

III. Die Cupressineen. Die Gestalt der Cotyledonen ist nach ihrer Anzahl entweder halbkreisförmig (C. funebris) oder flach elliptisch (C. Lawsoniana). Die Primärblätter [1]) sind nadelförmig, nicht am Stamm herablaufend. Sie stehen in mehrzähligen Quirlen. C. Lawsoniana hat dreizählige, C. funebris und Whitlayana vierzählige Quirle. Bei letzterem sind nur die ersten Blätter so gestellt, bei C. funebris sind an der Hauptachse auch noch die Quirle in der zweiten Vegetationsperiode vorhanden, während an den Nebenachsen sofort dekussiert stehende Blattpaare auftreten. Der erste Uebergang vom Primärzum Folgeblatt zeigt sich darin, dass statt der mehrzähligen Quirle zweizählige auftreten und die Blätter, die später die Mittelblätter darstellen, etwas tiefer inseriert werden. Zu gleicher Zeit wird das Blatt kürzer, am Stamm herablaufend und anliegend, bis es dann schliesslich die Gestalt der Folgeblätter annimmt. Bei diesen hat man die Seiten- und die Mittelblätter zu trennen, letztere zeigen in noch geringerem Grade die nadelförmige Gestalt als erstere. Ein Querschnitt an der Basis der letzteren zeigt eine flach elliptische Form mit concaver Oberseite, d. h. der der Stammachse zugewandten Seite, und convexer Unterseite. Dabei ist das Blatt ungefähr achtmal so breit wie dick und ebenso breit wie lang. Die Seitenblätter sind grösser

[1]) Hildebrand 22. pag. 152.

und dicker, sie sind seitlich comprimiert, so dass auf der Unterseite eine Kante verläuft. Sie sind beinahe so breit wie dick, aber drei- bis viermal länger als breit. Die Folgeblätter sind an den Seiten gezähnt. Das Primärblatt zeigt im Querschnitt eine elliptische Gestalt.

Die Epidermiszellen sind nur wenig bei den Cotyledonen verdickt, bei den Primärblättern schon mehr und am stärksten bei den Folgeblättern. Bei letzteren zeigen die Epidermiszellen der Oberseite wallartige Erhebungen und sind nach der Behandlung mit Alkohol mit einem braunen Inhalt gefüllt. Spaltöffnungen finden sich bei den Cotyledonen auf der Oberseite in reichlicher Anzahl, auf der Unterseite, nur am Grunde, wenige; die Primärblätter haben auf der Ober- und Unterseite die gleiche Anzahl und die bei den Folgenblättern befindlichen stehen entweder nur auf der Oberseite oder es kommen auch vereinzelte auf der Unterseite am Blattgrunde vor. Während die Spaltöffnungen bei den beiden zuerst genannten Blattformen in Reihen angeordnet sind, sind sie es bei den Schuppenblättern nicht. Am Grunde der letzteren stehen nur wenige, ihre Zahl nimmt nach der Mitte hin zu und oben wieder ab, derart, dass sie auf der Mitte des Blattes einen keilförmigen Ausschnitt freilassen, wo sich keine Spaltöffnungen befinden.

Hypodermzellen treten beim Cotyledo nur auf der Grenze von Ober- und Unterseite und auf der Oberseite dem Gefässbündel gegenüber auf. Bei den Primärblättern liegt ein Streifen von Hypodermzellen auf den beiden Flanken des Blattes und auf der Unterseite dem Gefässbündel gegenüber zu beiden Seiten des Harzganges. Bei den Schuppenblättern schliesslich zieht eine ein bis zwei Lagen dicke ununterbrochene Zellschicht stark verdickter und verholzter Hypodermelemente auf der Unterseite hin.

Das Parenchym zeigt sich bei den Cotyledonen und Primärblättern noch nicht scharf in Pallisaden- und Schwammparenchym gesondert. Zwar sind Zellen vorhanden, die in der Richtung von oben nach unten gestreckt sind, allein dies Verhältniss ist doch nicht constant. Das übrige Parenchym besteht aus mehr oder minder rundlichen Zellen bei dem Cotyledo, während es bei den Primärblättern wohl als Schwammparenchym aufzufassen ist. Bei den Schuppenblättern ist eine wohl ausgebildete Schicht von Pallisadenzellen auf der Unterseite vorhanden. Auf der

Oberseite sehen wir die Zellen, die um das Gefässbündel liegen, durch einige Pallisadenzellen mit der Epidermis verknüpft, während zu beiden Seiten grosse Intercellularräume liegen, was mit der Lage der Spaltöffnungen zusammenhängt.

Der Tracheïdensaum ist bei den Cotyledonen und Primärblättern nur schwach entwickelt. Es zeigen sich auf einem Querschnitt nie mehr als vier Zellen zu beiden Seiten des Gefässbündels. Auch treten keine Anastomosen bei ihnen auf. Bei den Folgeblättern ist ein sehr starker Saum von Tracheïden entwickelt. Wie Scheit[1]) nachgewiesen, anastomosieren die Tracheïdensäume der Seiten- und Mittelblätter mit einander. Die Verdickungen der Tüpfel sind bei den Cotyledonen fast gar nicht vorhanden, bei den Primärblättern nur schwach entwickelt, bei den Folgeblättern, wie sie Scheit's Abbildung zeigt.

Bei C. Lawsoniana treten die Verdickungen nicht so stark auf. Ein Harzgang ist bei dem Cotyledo nicht vorhanden, bei den Primärblättern liegt er in der Mitte der Unterseite unter der Epidermis, und bei den Folgeblättern ist nur eine kurze Harzdrüse in dem herablaufenden Blattteil vorhanden.

IV. Taxineen. Cephalotaxus drupacea. Der Querschnitt des Cotyledo ist halbkreisförmig, die gewölbte Seite ist die obere, seine Höhe ist gleich der Breite. Bei den beiden anderen Blattformen übertrifft die Breite die Höhe um ein vielfaches. Ihre Gestalt zeigt im Querschnitt die einer langgestreckten Ellipse, bei den Primärblättern mit einer schwachen Hervorwölbung auf der Unterseite und einer stärkeren auf der Oberseite, bei den Folgeblättern fehlt erstere und letztere ist stärker ausgebildet und schärfer gegen die übrige Oberfläche abgesetzt.

Die Epidermis zeigt bei dem Cotyledo gar keine Verdickung, bei den Primär- und Folgeblättern ist sie auch nur schwach, bei letzteren doch noch stärker als bei ersteren. Spaltöffnungen treten bei dem Cotyledo nur auf der Oberseite auf, bei den Primärblättern stehen sie hauptsächlich auf der Unterseite, jedoch befinden sich auch 1—2 Reihen von ihnen auf jeder Seite der Vorwölbung der Oberseite, bei den Folgeblättern finden sie sich dagegen auf der Oberseite gar nicht.

Ein Hypoderm ist weder bei dem Cotyledo noch den Primärblättern entwickelt. Bei den Folgeblättern finden sich

[1]) Scheit 7. pag. 14.

einige stark verdickte und verzweigte Hypodermelemente. Dieselben sind von verschiedener Länge und besitzen sowohl nach der Seite — hier weniger stark — als auch nach der Blattmitte zu Fortsätze, die sich zwischen die Parenchymzellen einkeilen. Diese Fortsätze dringen oft bis zur Mitte des Blattes, und da sie schräg verlaufen, findet man zuweilen einen solchen querdurchschnittenen Ast mitten im Parenchym.

Das Parenchym lässt bei dem Cotyledo keine Sonderung in Pallisaden- und Schwammparenchym zu. Es besteht im Querschnitt aus mehr oder minder rundlichen Zellen, die im Längsschnitt etwas in der Richtung des Blattes gestreckt sind. Bei den Primärblättern ist auf der Oberseite ein Pallisadenparenchym und auf der Unterseite ein Schwammparenchym. Letzteres geht nach der Mitte zu in Zellen über, die in der Richtung von rechts nach links ihre grösste Ausdehnung zeigen. Das Pallisadenparenchym bei den Folgeblättern ist länger als bei den Primärblättern, auch sind zuweilen zwei Schichten vorhanden. Die die Mitte des Blattes einnehmenden Parenchymzellen zeigen eine noch grössere Ausdehnung in der Richtung von rechts nach links.

Das Gefässbündel ist bei den Cotyledonen und Primärblättern ganz einfach, bei den Folgeblättern treten Markstrahlen auf. Der Tracheïdensaum besteht bei den Cotyledonen aus 2—4 Zellen auf jeder Seite des Gefässbündels, bei den Primärblättern sind einige Zellen mehr vorhanden, bei den Folgeblättern ragt er in Gestalt einer Keule in das Parenchym hinein.

Bei dem Cotyledo ist kein Harzgang vorhanden, Primär- und Folgeblätter besitzen einen solchen auf der Unterseite, im Parenchym liegend.

Die Resultate der im Vorhergehenden besprochenen Untersuchungen sind nun kurz folgende:

1) Die Epidermis ist bei den Cotyledonen und Primärblättern entweder gar nicht oder nur wenig verdickt, auch da, wo das Folgeblatt eine sehr starke Verdickung derselben zeigt.

2) Ein Hypoderm fehlt den beiden erwähnten Blattformen entweder, oder bleibt, wo es vorhanden ist, hinsichtlich der Zahl und Verdickung seiner Elemente hinter dem Folgeblatt zurück.

3) Das Parenchym lässt gewöhnlich eine deutliche Sonderung vermissen, es zeigt sich mehr aus einem gleichmässigeren Gewebe bestehend, als es bei dem Laubblatt der Fall ist.

4) Wo das Gefässbündel gespalten ist, wie bei den Abietineen, fehlt diese Trennung den Cotyledonen, bei den Primärblättern ist sie schwach und erlischt sehr bald nach der Spitze zu, während sie bei den Folgeblättern stärker auftritt und länger anhält. Es zeigt sich hierbei, dass das Gefässbündel im oberen Teile des Folgeblattes dem im unteren Teile des Primärblattes und dieses wiederum in seinem oberen Teile dem des Cotyledo gleicht, wenn wir von den vorher erwähnten Differenzen betreffs der Schutzscheide und des Tracheïdensaums absehen.

5) Die verholzten Elemente sind hinsichtlich ihrer Zahl (Tracheïdensaum) und der Stärke der Verholzung (Schutzscheide, Hypoderm) bei den Folgeblättern mehr entwickelt, als bei den beiden anderen Blattformen.

6) Die Entwicklung bietet eine aufsteigende Reihe dar, die durch Cotyledo, Primärblatt und Folgeblatt repräsentiert wird.

Aus allen diesen folgt nun, dass die Cotyledonen und Primärblätter in anatomischer Beziehung weniger ausgebildete Blätter sind, als die Folgeblätter, dass sie also auch in anatomischer Beziehung eine auf früherer Entwicklungsstufe stehengebliebene Bildung darstellen.

C. Angiospermen.

Die meisten der Angiospermen, welche gefiederte Blätter besitzen, auch viele mit einfacher Blattform, haben in der Jugend an den Keimpflanzen einfachere oder anders gestaltete Primärblätter. Einige Beispiele mögen diese Verhältnisse erläutern.[1])

Bei den Fraxinusarten, z. B. pubescens und excelsior, sind die ersten Blätter einfach ohne Andeutung einer Fiederung. F. excelsior entwickelt sehr rasch die Fiederblätter, so dass beim vierten oder fünften Blatte schon neun Blättchen vorhanden sind. Langsamer geht es bei F. pubescens. Bis zum fünften oder sechsten Blatte ist das Primärblatt ungefiedert. Dann kann ein Blatt auftreten, das nur eine Seitenfieder besitzt, während auf der anderen Seite die Lamina der Blattspitze sich bis zur Ansatzstelle des einen abgeschnürten Fiederblattes erstreckt. Das folgende besitzt drei Fiedern. Bei dem Auftreten

[1]) Über dikotyle Pflanzen mit einem Cotyledo, wo der zweite verkümmert, siehe Darwin 21.

des zweiten Fiederpaares können dieselben Verhältnisse vorkommen wie beim ersten. Mit dem zehnten bis vierzehnten Blatte kommt dann die fertige Blattform zu stande. Es ist hier wohl nicht zu zweifeln, dass das Folgeblatt die Stadien der Primärblätter durchläuft. Die ersten Primärblätter stellen Formen dar, wo die Blattspreite noch ungegliedert ist, dann kommt eine Form mit zwei Fiedern, dann mit vier u. s. w. Es ist wohl klar, dass das Folgeblatt auch in seiner ersten Anlage ungegliedert war, dann zwei Fiedern bekam, dann vier u. s. w. bis zur vollen Anzahl.

Bei den Ranunculaceen, welche gegliederte Blätter besitzen, wie Ranunculus,[1]) Adonis, Aquilegia, Thalictrum, sind die Folgeblätter mehr oder minder nach dem Dreitypus gefiedert. Das erste nach den Cotyledonen auftretende Blatt zeigt schon die Teilung nach diesem Typus angedeutet, indem an der mehr oder minder ovalen Lamina sich zwei starke Einkerbungen bemerkbar machen neben einigen schwächeren Einschnitten.[2]) Bei Ranunculus millefoliatus und cymbelaria ist das erste Blatt häufig schon tief fiederspaltig. Die übrigen fünf noch untersuchten Arten zeigten am ersten Blatt entweder nur die beiden Haupteinkerbungen, R. serbicus, oder aber es waren noch flachere Einschnitte vorhanden. Die Einschnitte nahmen an Zahl und Tiefe zu. In diesem Stadium repräsentieren die beiden späteren Seitenfiedern den grössten Teil der Lamina; auch befinden sich an ihnen die meisten Einschnitte. Verschieden spät erfolgt dann die Abgliederung der ersten Fiedern Fig. 24 a — f. Dieselben Betrachtungen wie bei Fraxinus liessen sich auch hier anstellen, ebenso wie für die nun folgenden Papaveraceen. Papaver umbrosum zeigt nach dem Cotyledo ein ovales Blatt, an dem nur eine schwache Ausbuchtung unter der Spitze vorhanden ist. Das folgende Blatt ist gestreckter. Die Ausbuchtung hat sich zu einem Einschnitt gestaltet und auf der anderen Seite hat sich ein ähnlicher gebildet. Diese beiden Einschnitte werden tiefer und zu gleicher Zeit treten an der Spitze neue auf. Aber erst beim siebten Blatte ist die erste Einschnürung soweit gediehen, dass wir zwei Fiederblätter

[1]) Über die Wasserranunkeln. cf. Goebel 3. pag. 254, wo auch die weitere Litteratur angegeben ist.

[2]) Über Ranunculus arvensis cf. Goebel 3. pag. 260.

haben, die aber noch mit dem die Spitze bildenden Laminateile zusammenhängen. Das zwischen ihnen liegende Stielstück schiebt sich im weiteren Verlaufe ein. Mit dem achten Blatte sind die Fiedern selbstständig geworden und die beiden darüber liegenden haben sich auch schon zur Hälfte abgeschnürt. Die Entstehung der Fiedern wird wohl in acropetaler Richtung erfolgen. Bei Hunnemannia fumariaefolia sind die Verhältnisse ähnlich. Nur zeigen hier die Primärblätter schon eine reichlichere Fiederung (Fig 26 a — c).

Von den Umbelliferen schliesst sich Sium sissaroideum eng an die betrachteten Ranunculaceen an. Das erste Blatt ist trapezförmig, in allen Teilen ziemlich gleich breit. Die folgenden Blätter verbreitern sich an der Basis und spitzen sich nach oben hin zu, so dass ihre Gestalt mehr oder minder herzförmig erscheint. Beim vierten Blatte sind die Fiedern angedeutet, das folgende zeigt dieselben schon vollkommen ausgebildet (Fig. 27 a — e).

Auch hier stellen die Primärblätter Stadien vom Folgeblatt dar, an dem noch keine Gliederung eingetreten war. Auf diesem Stadium sind sie stehen geblieben, haben sich aber noch vergrössert.

Eryngium pandanifolium (Fig. 28 a — c) und bromeliaefolium zeigen als erstes ein ovales Blatt, das etwas ausgebuchtet und mit ziemlich breitem Stiele versehen ist. Die folgenden Blätter strecken sich bedeutend in die Länge. Die Breite der Blattspreite nimmt garnicht zu, dagegen verbreitert sich der Blattstiel sehr bedeutend, so dass bald keine Grenze mehr zwischen demselben und der Lamina anzugeben ist. Zu gleicher Zeit streckt sich die Spitze immer mehr. Die durch die Ausbuchtungen entstehenden Blattzähne bilden sich zu starren Stacheln aus. Das vollständig ausgebildete, zugespitzt lanzettliche Blatt sieht dem einer Bromelie sehr ähnlich. Hier zeigt uns das Primärblatt die ursprüngliche Blattform der Eryngien, insofern es gestielt ist. Die Zähne und später die an ihrer Stelle auftretenden Stacheln sind wohl den Blattlappen der übrigen Eryngien gleich zu setzen, da letztere an ihren Blattlappen auch Stacheln besitzen, z. B. Eryngium maritimum.[1])

[1]) cf. Möbius 24. pag. 330 u. ff., wo auch weitere Litteraturangaben sind.

Auch Bupleurum rotundifolium[1]) (Fig. 29 a—f) hat eine von den gewöhnlichen Umbelliferen sehr abweichende Blattform. Auf den lineal-lanzettlichen Cotyledo folgt ein ovales, zugespitztes, mit deutlichem Stiele versehenes Blatt. Das zweite Blatt zeigt im wesentlichen dieselbe Gestalt, ist aber grösser und der Blattgrund ist halb stengelumfassend. Beim folgenden Blatt ist kein Blattstiel mehr vorhanden. Es hat sich bedeutend in die Länge gestreckt und umfasst den Blattstiel dreiviertel. Das vierte Blatt ist vom Stengel durchwachsen und langgestreckt eiförmig. Die übrigen Blätter unterscheiden sich von diesem nur dadurch, dass sie mehr rundlich, und dass sie mehr nach der Mitte zu vom Stengel durchwachsen sind. Es zeigen auch hier die gestielten Primärblätter das ursprüngliche Verhalten. Die durchwachsene Blattform kommt nun auf folgende Weise zu stande. An der Blattanlage (Fig. 30 b_2), aus der eine solche Form entstehen würde, unterbleibt die Sonderung von Oberblatt und Blattgrund. Dagegen wird vom Blattgrund aus eine ringförmige Zone der Sprossachse mit ins Wachstum hineingezogen. Dieser Prozess geht aber nicht mit einem Male vor sich, sondern er vollzieht sich allmälig. Die Blattanlage b_1 in Fig. 30 wird als Endresultat ein Blatt von der Form Fig. 29 c ergeben, da nur erst ein Teil des Ringes mit ins Wachstum hineingezogen ist, dagegen wird b_2 in derselben Figur ein Blatt ergeben, wie es Fig. 31 schon weiter entwickelt darstellt.

Von den Papilionaceen sollen vorläufig nur diejenigen besprochen werden, die keine Ranken tragen; die Besprechung der rankentragenden ist einem späteren Abschnitte vorbehalten. Trigonella foenum graecum hat ähnlich wie die Oxalisarten erst ein einfaches verkehrt herzförmiges Primärblatt, das ebenso gross ist, wie die drei später auftretenden Teilblättchen zusammen. Bei Galega orientalis uud Amphicarpaea monaïca tritt zuerst nur ein Blatt auf, dann kommen zwei Fiederblättchen, die sich ziemlich lange erhalten, bis dann schliesslich auch das dritte sich ausbildet. Thermopsis fabacea, Trigonella coerulea, Genista floribunda und G. panniculata zeigen gleich die fertige Blattform. Grössere Differenzen zwischen Primär- und Folgeblättern als bei den vorhergehenden Arten finden sich bei

[1]) cf. Goebel 3. pag. 241, wo die Verhältnisse von Bupleurum difforme auseinandergesetzt werden.

Orobus lathyroides und Vicia faba (Fig. 21, I, II). Bei beiden ist dasselbe ein dreispitziges, mehr oder minder tief eingeschnittenes Blatt, an dem die beiden Seitenspitzen die Nebenblätter darstellen und die mittlere die Lamina. Es ist also eine Anlage, die stehen geblieben ist, als Stipulae angelegt waren, an der Hauptspitze aber noch keine Sonderung vorhanden war. Bei Vicea faba wurden dieselben Versuche angestellt, wie sie l. c.[1]) beschrieben worden sind, und zwar mit demselben Erfolge. Es zeigte sich hierbei noch, dass es ein Unterschied war, ob der Hauptspross über den Cotyledonen oder überm ersten Primärblatte abgeschnitten war. Im letzteren Falle waren die an den Achselsprossen der Cotyledonen zuerst auftretenden Blätter den Primärblättern des Hauptspross sehr ähnlich. Fig. 22 stellt einige aus einer grösseren Reihe herausgegriffene Formen dar, und zwar sind die ersten vier von Achselsprossen von Pflanzen, bei denen der Hauptspross überm ersten Primärblatte abgeschnitten war, die folgenden von solchen, wo der Hauptspross übern Cotyledonen entfernt wurde.

Fig. 22, I zeigt ganz die Form eines gewöhnlichen Primärblattes, II ist grösser, namentlich sind die Stipulae sehr gewachsen, auch die Spitze hat sich verbreitert; bei III ist schon ein Fiederblatt b. gebildet; IV zeigt wesentlich dasselbe, nur übertreffen hier die Stipulae noch die von II. Bei V hat sich die Hauptspitze sehr entwickelt und die Fiedern sind als kleine Spitzchen ausgebildet. VI zeigt nur eine normale Fieder, von der zweiten ist keine Spur vorhanden. VII besitzt zwei Fiedern, die Spitze ist nur an dem Verlauf der Nerven als kleiner Haken zu erkennen. IX hat alle Teile eines vollständigen Blattes, nur nicht den Blattstiel, auch ist die rechte Fieder noch sehr wenig ausgebildet. Bei VIII ist ein kleiner Blattstiel vorhanden, die Fiedern haben hier verkehrt herzförmige Gestalt. X zeigt bei sonstiger, ziemlich normaler Blattform noch einmal sehr stark entwickelte Stipulae. Jede Figur stellt je das erste Blatt eines Achselspross dar. Es ist dieses Experiment eine Stütze zur Theorie der Hemmungsbildung.

Von den rankentragenden Papilionaceen wurden Lathyrusarten untersucht. Das erste bei der Keimung auftretende Blatt ist gewöhnlich ein mehr oder minder spatelförmiges mit drei

[1]) Goebel 3. pag. 125.

Spitzchen, von denen die beiden seitlichen als Nebenblätter und die mittlere als die Blattspitze aufzufassen sind, wie bei Vicia faba. Das folgende Primärblatt zeigt die Nebenblätter schon tief abgeschnürt, zwischen denen das noch ungeteilte Hauptblatt von lineal-lanzettlicher Form steht. Das nächste Blatt ist gestielt, trägt zwei Fiederblätter. Zwischen beiden ist die verkümmerte Endfieder zu sehen, die sich später, beim sechsten oder siebten Blatte, zur Ranke umbildet. Oft findet man diese Ranke in ihrem unteren Teile noch spreitenartig, z. B. bei Lathyrus azureus. Es ist wohl kein Zweifel mehr, dass die einzelnen Ranken bei Lathyrus umgewandelte Blätter sind. So zeigte eine Art, die ich unter dem Namen Lathyrus odoratus Adonis bekam, die den Ranken zunächst stehenden Fiederblättchen nur auf einer Seite ihres Mittelnervens entwickelt und an der Spitze eingerollt. Noch haben wir aber nicht die vollständige Form des Folgeblattes vor uns. Erst wenn die Nebenblätter, die sich lange als einfache schmale Blattgebilde erhalten, ihre definitive Form bekommen, vorn zugespitzt und hinten mit zwei Spornen, haben wir die fertige Blattform vor uns. Es treten dann auch noch verzweigte Ranken auf, ebenso wie sich noch mehr Fiederblättchen bei einigen Arten herausbilden. Lathyrus luteus zeigt die Fiederblätter nicht gleich in ihrer normalen Grösse. Dieselben sind erst klein, lineal-lanzettlich; allmälig erreichen sie ihre definitive Grösse.

Von den bisher behandelten Lathyrusarten unterscheiden sich Lathyrus Ochrus, clymenum und mauritanicus. Die Verhältnisse von L. Ochrus sind von Irmisch[1]) beschrieben worden. Da aber die Beschreibungen sehr kurz gehalten sind und Abbildungen ausserdem fehlen, so möchte es nicht ganz überflüssig sein, die bei L. Ochrus herrschenden Verhältnisse, denen sich die beiden anderen Arten anschliessen, hier noch einmal vorzutragen. Das erste Blatt (Fig. 32) ist klein, schmallanzettlich. Das zweite, schon grössere, zeigt am Grunde zwei häutige Anhängsel, die wir als Stipulae auffassen. Bei L. clymenum waren sie deutlich als Blätter ausgebildet. Das Blatt streckt sich in die Länge, die häutigen Anhängsel werden kleiner und verschwinden bei L. Ochrus ganz, bei L. clymenum nicht. Die Spitze des Blattes fängt an, sich auszuziehen. Bei

[1]) Irmisch 10. pag. 628.

einer Pflanze war schon beim sechsten Blatte ein Fiederblättchen ausgebildet, das aber noch breit an dem übrigen Blatte sass, welches sich über ersteres hinweg in gleicher Weise fort erstreckte. An der Spitze tritt nun an der einen Seite ein Einschnitt auf, wodurch ein Zahn gebildet wird. Dieser Einschnitt wird grösser, und wir haben nun ein an seiner Spitze zweigespaltenes Blatt. Die zweite Spitze kann noch einmal verschwinden. Sehr bald tritt sie dann jedoch wieder auf und zu ihr gesellt sich bald noch eine dritte. Alle drei endigen in Ranken. Dieses Stadium bleibt einige Zeit erhalten. Die Blattspreite läuft an den seitlichen Ranken häufig noch eine Strecke hinauf, jedoch so, dass der Nerv, der sich in die Ranke fortsetzt, auf der inneren Seite verläuft (Fig. 33c). Jetzt treten auch Fiederblätter auf, häufig nur erst eins, bald kommen zwei. Der untere Teil der sich zur Ranke ausgebildeten Hauptspitze zeigt häufig blattartige Verbreiterung (Fig. 33a) und geht allmählig in die Ranke über. Im weiteren Verlauf treten immer mehr Fiederblätter auf, auch die Ranke verzweigt sich noch. Es herrscht aber kein bestimmtes Gesetz vor, vielmehr ist eine bunte Mannigfaltigkeit vorhanden. Die Fiedern treten nicht immer paarig auf. Man findet vielmehr Blätter, die auf der einen Seite eine Fieder tragen, während sich auf der anderen Seite das Blatt gleich in eine Ranke fortsetzt (Fig. 34 a). Nicht selten findet man auch Blätter, die ein Fiederblatt tragen, während sich das übrige Blatt ohne Unterbrechung über dasselbe hinaus erstreckt (Fig. 35). Mit dem Auftreten der Fiederblätter verschmälert sich der untere Teil des Blattes, und wenn ungefähr vier Fiederpaare vorhanden sind, erhalten wir auch einen Blattstiel, womit aber nicht gesagt sein soll, dass der breite Teil des Blattes ein umgebildeter Blattstiel wäre.

Der die Anlage des Blattes repräsentierende Höcker am Vegetationspunkte wächst erst in die Länge und Breite. Auf diesem Stadium finden wir noch keine Spur von Sonderung. Erst später entstehen die Fiederblättchen, und zwar schnüren sich, wenn es mehrere Paare sind, die ältesten unmittelbar über den Nebenblättern ab, ohne Zwischenraum zwischen den einzelnen Paaren zu lassen (Fig. 32 o). Die zwischen den einzelnen Fiedern liegenden Teile des Stieles kommen erst durch intercallares Wachstum zu stande. Die obersten Fiedern bilden sich zu Ranken aus.

Die Anlage der Nebenblätter ist bei ihrem zweiten Auftreten ungleichmässig. Das eine kann vollständig angelegt sein und auch auswachsen, während das andere nur als kleines Spitzchen vorhanden ist und bei dem ausgewachsenen Blatte als häutiges Anhängsel erscheinen würde. Es ist dies ein Beweis dafür, dass die häutigen Spitzen am Grunde der zuerst auftretenden Blätter als Stipulae aufzufassen sind.

Gehen wir zur Deutung des breiten lanzettlichen Gebildes über, das wir bis jetzt als Blatt bezeichnet haben. Irmisch ist der Ansicht, dass wir es mit einem verbreiterten Blattstiel zu thun haben.

Hiergegen spricht nach unserer Ansicht schon das einseitige Auftreten von einem Fiederblatt, während der übrige Teil der Blattspreite sich noch unverändert ohne Absatz weit über dasselbe hinaus erstreckt. Ferner wurde gezeigt, dass die Anlagen der gefiederten Blätter erst eine Zeit lang fortwachsen, ohne eine Sonderung in Blattgrund und Oberblatt zu erfahren. Nehmen wir den Fall an, dass dieselbe sich so weiter entwickele, so würde das Endresultat ein Blatt sein, das wie die ersten Primärblätter gestaltet wäre. Treten nun zwei Fiedern auf, so entstehen dieselben zunächst an der Spitze der Blattanlage und der darunter liegende Teil wächst zu dem breiten Blattgebilde aus. Erst wenn so viel Fiedern gebildet werden, dass die ganze Anlage zur Fiederbildung verbraucht wird, entsteht ein Blattstiel auf die bekannte Weise. Unserer Ansicht nach sind die zuerst auftretenden lanzettlichen Blätter als Hemmungsbildungen aufzufassen. Sie sind den ungegliederten Primärblättern von Vicia faba gleichzusetzen, sind aber viel grösser geworden und repräsentieren das Blatt auf einem Stadium, wo es noch nicht in Blattgrund und Oberblatt differenziert war. Bei Pflanzen, die zahlreich in einem kleinen Topfe wuchsen, traten die Fiedern erst sehr spät auf und in nur geringer Anzahl.

Die zu den Fumariaceen gehörende Adlumia cirrhosa entwickelt zuerst Blätter, die nicht rankend sind. Das erste Blatt besteht aus drei ovalen Teilblättchen, an denen durch Einschnitte neue Blättchen angedeutet werden, die im weiteren Verlaufe zur Abtrennung kommen. Je mehr Teilblättchen das Blatt erzeugt, je kleiner werden sie an der Spitze: die letzten sind kleine Spitzchen, die mitsamt ihren Stielen rankend geworden

sind. Es ist dies ein ähnlicher Vorgang wie bei Cobaea scandens,[1]) nur sind hier die Fiederblättchen noch immer als deutliche Blättchen zu erkennen.

Polemonium coeruleum entwickelt die Fiederblätter in basipetaler Reihenfolge. Hierauf beruht es, dass an Keimpflanzen die unteren Fiedern merklich kleiner sind als die oberen und dass statt zweier häufig nur auf einer Seite des Blattstiels eine auftritt.

Bei den Mimosen, Caesalpinien und teilweise auch Acacien, z. B. Albizzia, zeigte sich als Primärblatt gewöhnlich ein einfach gefiedertes Blatt, während sie später doppelt gefiederte besitzen.

Hierbei zeigt sich die Erscheinung, dass die untersten Fiederblättchen häufig zu kleinen häutigen, Stipellen ähnlichen Anhängseln verkümmern, so dass die Vermuthung nahe gelegt wird, die Stipellen möchten verkümmerte Fiederblätter sein, und dass das Blatt früher eine reichere Gliederung besessen habe. Stipulae waren immer vorhanden. Nur Schizolobium excelsum zeigte die Erscheinung, ähnlich wie Tropaeolum. Bei den ersten Blättern waren Stipulae ausgebildet, an den späteren waren sie nicht mehr aufzufinden.

Bei Cassia glauca, wo ähnliche Verhältnisse obwalten und normal nur paarig gefiederte Blätter vorkommen, hatte sich auch einmal ein mittleres Fiederblatt entwickelt, so dass das Blatt drei Fiedern hatte, dagegen war von der häutigen lanzettlichen Spitze nichts mehr zu sehen. Es stellt also wohl die sonst bei paarig gefiederten Blättern auftretende häutige Spitze zwischen den beiden letzten Fiederblättern die eigentliche, verkümmerte Blattspitze dar.[2])

Auch bei den neuholländischen Acacien[3]) sind die ersten Blätter einfach gefiedert, dann treten doppelt gefiederte auf. Zu gleicher Zeit zeigt auch schon der Blattstiel das Bestreben sich vertical auszubreiten. In demselben Maasse, wie dies geschieht, verschwinden die Fiedern, so dass vom ganzen Blatte im fertigen Stadium nichts mehr zu sehen ist. Dass die einfach gefiederten Blätter hier durch blosses Auswachsen der Blattanlage zu Stande gekommen sind, ist wohl ziemlich klar.

[1]) Goebel 3. pag. 431.
[2]) Goebel 3. pag. 224 u. ff.
[3]) Hildebrand 13. pag. 321 u. ff.

Besondere Erwähnung verdienen noch Acacia Riceana und verticellata. Die ersten Blätter sind einfach paarig gefiedert, dann kommen noch zwei oder drei doppelt gefiederte. Der stielrunde Blattstiel verbreitert sich etwas nach unten. Zugleich mit dem letzten gefiederten Blatte oder etwas höher tritt ein Quirl phyllodienähnlicher Gebilde auf. Die Anzahl der ihn zusammensetzenden Glieder ist wechselnd von 7—12. Wenn man diese Quirle untersucht, so findet man, dass bei einigen Quirlen ein Achselspross — und zwar immer nur einer — vorhanden ist, bei anderen nicht. Die Zahl der letzteren übersteigt die der ersteren, da zwischen zwei sprosstragenden Quirlen häufig mehrere sind, die keine tragen. Die Quirle ohne Achselspross bestehen aus ganz gleichmässigen Gliedern, die der anderen zeigen unter sich eine Verschiedenheit, und zwar ist das Glied anders gestaltet, das in seiner Achsel den Spross trägt. Es besitzt zwei häutige Stipulae, keines der anderen besitzt sie. Seine obere Kante ist gebrochen; die am Stamm verlaufende Rippe, die dies Glied trifft, tritt stärker hervor. Auch anatomisch lässt sich ein Unterschied nachweisen. Der Querschnitt zeigt eine schmale, oben und unten abgerundete, an den Seiten mit zwei Vorsprüngen versehene viereckige Gestalt. Unter der Epidermis liegen zwei Reihen chlorophyllhaltigen Parenchyms, die an fünf Stellen durch ein farbloses Gewebe unterbrochen sind, und zwar befinden sich darunter immer die Gefässbündel, eines median unten, zwei unter den seitlichen Hervorwölbungen und zwei im oberen Teile an der Stelle, wo die Wölbung nach unten biegt. Auch ist die obere Wölbung etwas breiter, aber die Entfernung von den mittleren Gefässbündeln ist geringer als die der unteren Wölbung. Dies dauert bis zur Ecke. Von der Ecke zur Spitze sind beide Hälften gleich, und die beiden seitlichen, oberen Gefässbündel sind zu einem medianen verschmolzen. Die übrigen Glieder des Quirls, so wie auch die derjenigen Quirle, die keinen Spross tragen, zeigen eine gleichmässig gebaute obere und untere Hälfte. Das zuerst beschriebene Glied des Quirls steht zuweilen, namentlich an den Achselsprossen, tiefer als die übrigen Glieder. Dasselbe ist unserer Meinung nach der zum Phyllodium umgebildete Blattstiel, da auch die Stellung zweier aufeinanderfolgender dieselbe ist, wie die der Blätter. Als was die übrigen Glieder und die Quirle, die keinen Spross tragen, aufzufassen sind,

konnte nicht entschieden werden, da kein Material zur entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung vorhanden war. Jedenfalls sind sie morphologisch dem Phyllodium nicht gleichwertig.

Von den Pflanzen, die Cladodien besitzen, zeigt Carmichaëlia odorata[1]) bei der Keimung zunächst ein verkehrt herzförmiges Blatt. Dann kommen drei und darauf fünf Fiederblätter. Von diesem Stadium an nehmen die Blätter wieder ab, bis sie zu kleinen Häutchen werden. Bei Carmichaëlia nana, die keine gefiederten Blätter besitzt, zeigt sich trotzdem ein Unterschied der Primär- und Folgeblätter. Erstere sind bedeutend schmäler. Die Keimpflanzen zeigen sich also ähnlich den übrigen Leguminosen, während sie im erwachsenen Stadium mit ihren blattlosen bandartigen Sprossen sehr abweichen.[2])

An die Pflanzen mit Cladodien schliessen sich am besten die Pflanzen mit Cacteenhabitus an.[3]) Zunächst wollen wir die Cacteen selbst betrachten. Peireskia besitzt gleich vollständig ausgebildete Blätter, ebenso wie die Stacheln gleich vorhanden waren. Das eine Exemplar, das ich aus Samen erhielt, besass nur einen Cotyledo, was jedenfalls eine Missbildung gewesen ist. Opuntia zeigte zwei etwas fleischige, aus einem ziemlich gleichmässigen Gewebe rundlicher Zellen bestehende, ovale Cotyledonen. Durchzogen wurden sie von einem mittleren und zwei seitlichen Gefässsträngen. Der anfangs cylindrische Spross wird später breit bandförmig. Die aus den ersten Blättern des Achselspross sich entwickelnden Stacheln waren klein und wenig zahlreich, später wurden sie grösser und zahlreicher. Auch die Blätter von cylindrisch zugespitzter Form waren an den Keimpflanzen nicht so gross, wie an den erwachsenen. Die Anlage der Blätter am Vegetationspunkte, der bei Opuntia noch seine paraboloide Form hat, während er bei den übrigen Cacteen abgeflacht ist, geschieht genau, wie bei den übrigen Dikotylen. Statt aber sich in Blattspreite und Oberblatt zu sondern, wächst die Anlage einfach aus (Fig. 36). Die Blätter bestehen aus demselben Gewebe wie die Cotyledonen.

Astrophytum myriostigma besitzt nach der Keimung vier Rippen, auf denen in Intervallen je ein kleiner Stachel steht,

---

[1]) Hildebrand 13. pag. 307 u. Goebel 3. pag. 258.
[2]) cf. Goebel 3. pag. 268 u. ff.
[3]) Delbrouck cf. 15. pag. 71 u. ff. Ueber Cotyledonen cf. Darwin 21.

umgeben von Haaren. Der Stachel ist aus der Blattanlage entstanden. Die Rippen vermehren sich durch Spaltung. So hat sich die Zahl der Rippen bei dem einen Exemplare schon um eine vermehrt, und es lässt sich noch sehr genau die Stelle erkennen, von wo die Spaltung ausgegangen ist. Die Cotyledonen bestanden nur aus einem Paar kleiner häutiger Spitzchen. Besser waren die Cotyledonen bei Cereus und Echinocereus ausgebildet: mehr oder minder zugespitzte, fleischige, mit breiter Basis sitzende dreieckige Blätter. Ihr von einem centralen Gefässstrang durchzogenes, gleichmässiges Gewebe bietet nichts Bemerkenswertes dar. Die Stacheln sind anfangs klein, mit dem kräftigeren Wachstum werden sie grösser. Bei Mammillaria und Malacocarpus sind die Cotyledonen ähnlich wie bei Astrophytum. In Bezug auf die Stacheln herrschen dieselben Verhältnisse. Ob aber bei Mammillaria die Stacheln auch umgebildete Blätter des Achselspross sind, wage ich nicht zu entscheiden. Dafür spricht die Analogie mit den übrigen Cacteen, dagegen der Umstand, dass das primäre Blatt später nicht mehr nachweisbar ist, und dass Blüten und neue Sprosse in der Achsel der Polster stehen. Diese Polster, die in Spiralen an dem kugeligen Spross stehen, zeigen eine verschiedene Länge. Sie werden bis vier Centimeter lang (M. longimamma). Ihre Gestalt ist wechselnd, sie sind entweder ziemlich cylindrisch (M. Wildiana multiceps) oder stumpf kegelförmig (M. pulchella, longimamma) oder pyramidal mit abgeschnittener Spitze (M. Bockii, Webbiana) oder schliesslich können auch an der Pyramide die Kanten noch abgestumpft sein (M. Hopferiana). Zu Delbroucks Figuren 127, 128 will ich noch bemerken, dass eine solche Teilung des primären Hügels bei meinen Präparaten nie zu bemerken war (Fig. 37—39). Die Cacteen zeigen, dass bei denjenigen Formen, wo die Rückbildung im fertigen Stadium am stärksten ist, dieselbe auch an den Keimpflanzen eine grössere ist.

Von den noch Cacteenhabitus zeigenden Pflanzen will ich kurz Euphorbia canariensis erwähnen. Die Cotyledonen sind stumpf pfeilförmig und etwas fleischig. Die Stacheln, umgebildete Nebenblätter, sind erst klein und wenig hart, erlangen aber bald ihre normale Grösse. Von dem Blatte ist auch an den Keimpflanzen nur ein kleines, häutiges Spitzchen zu sehen.

Wir verlassen jetzt diese Pflanzengruppe, um uns zu den insektenfressenden Pflanzen, zunächst zu Drosera rotundifolia

zu wenden. Bei der Keimung von Drosera rotundifolia treten zuerst kleine, mit wenig Drüsenanhängen versehene Blättchen auf. Blätter jedoch, wie Nitschke eins[1]) abbildet, das nur Randdrüsen besass, habe ich an meinen Keimpflanzen nicht gefunden. Sie besassen ausser den wenig zahlreichen Randdrüsen immer mindestens noch zwei oberständige. Ich halte es jedoch nicht für ausgeschlossen, dass Primärblätter nur mit Randdrüsen auch vorkommen können. Der Unterschied der Primärblätter von den Folgeblättern beruht, abgesehen von der Grösse, in der Form der Drüsen, einem Umstande, den Nitschke, Bot. Zeitg. 1861 pag. 245 u. ff. auch angiebt, und in dem Fehlen der Nebenblätter. Dieselben sind l. c. 145 hinreichend erörtert worden, so dass es überflüssig ist, an dieser Stelle noch darauf einzugehen. Zwar sind auch die Drüsen von ihm in einem zweiten Aufsatze desselben Jahrganges Nr. 33 u. ff. der botanischen Zeitung beschrieben worden und auch abgebildet, allein nach meinen Untersuchungen komme ich zu demselben Resultate, wie Warming,[2]) welcher sagt, „dass die Anatomie der Drüsenorgane trotz Tréculs, Grönlands und namentlich Nitschkes Untersuchungen nicht gelöst sei."

Betrachten wir zunächst die randständigen Drüsen der Folgeblätter. Sie bestehen aus dem eigentlichen Drüsenkörper von elliptischer Gestalt und der darunter befindlichen Platte, die verkehrt eiförmig ist. Der Drüsenkörper ruht auf der Platte, welche an allen Seiten zwei Zellagen breit den Drüsenkörper überragt (Fig. 40). Die Platte besteht aus zwei Schichten, welche die direkte Fortsetzung der Schichten des Stieles sind, und deren Zellwände etwas verdickt sind. Auf dieser Platte ruht die eigentliche Drüse und zwar mit ihren Spiraltracheïden, die von verschiedener Weite und nicht so regelmässig concentrisch um einander gelagert sind, wie es bei Nitschke zu sehen ist. Über diesen Spiraltracheïden liegt die als glockenförmig bezeichnete Schicht, die als Kappe dieselben umgiebt. Sie ist bei allen Drüsen kenntlich an den Verdickungen ihrer radialen Wände, die sich selbst auf die Stellen erstrecken, wo diese Zellen an die Oberfläche stossen. Dies geschieht da, wo in Folge der aufgebogenen Seitenränder der Platte und des

[1]) cf. Nitschke 8. Bot. Ztg. 1860 Tab. II Fig. 1 c.
[2]) cf. Warming 16. pag. 12.

darauf befindlichen gewölbten Drüsenknopfes eine Vertiefung entsteht. Wie Warming für die oberständigen Drüsen nachgewiesen hat,[1]) und soweit es die Entwickelungsstadien der Randdrüsen, die ich erhielt, beurteilen lassen, entstehen diese Zellen der Kappe aus der Epidermis, während die anderen im Innern der Drüse gebildet werden. Einen vollen Glockenmantel bildet übrigens diese Schicht nicht, sie stellt nur die Hälfte eines solchen dar. Jetzt folgt die Schicht von Zellen, die bei Nitschke gänzlich fehlt. Es ist eine aus dünnwandigen polygonalen Zellen bestehende Kappe, die an keiner Stelle an die Oberfläche tritt, sondern allenthalben von dem „Epithelium" bedeckt wird. Nach Nitschkes Zeichnungen besteht das Epithelium aus regelmässigen sechseckigen Zellen, was ich nicht bestätigen kann. Sie zeigen auf einem Oberflächenschnitt eine mehr ovale Form. Beide, das Epithelium und die unter ihr liegende Schicht, sind nach Warming die secernierenden.

Von diesen Drüsen weichen die an den Primärblättern befindlichen in ihrer Gestalt ab. Bei ihnen ist der Drüsenteller beinahe kreisrund, Fig. 42, und der auf demselben liegende Drüsenknopf kugelig, Fig. 43. Seine Zusammensetzung ist dieselbe wie bei den randständigen Drüsenanhängen der Folgeblätter, nur ist die Anzahl der einzelnen Teile geringer (Fig. 44). Wenn aber Nitschke angiebt, dass das Epithelium aus sieben Zellen, einer centralen und sechs peripherischen bestehe, so kann ich dem nicht zustimmen. Ein solches Bild, Fig. 45, erhielt ich bei der Einstellung auf die glockenförmige Schicht. In der Oberflächenansicht, soweit eine solche bei einem kugeligen Körper und bei starker Vergrösserung es gestattet, richtig zu zeichnen, sieht man in der Mitte vier unregelmässig vieleckige Zellen, umgeben von einem Kranz weiterer Zellen. Unter diesen Zellen, dem Epithelium, liegt nun zunächst wieder jene Parenchymschicht, hier sowohl im optischen Längsschnitt (Fig. 44) als auch im Querschnitt aus zwei Zellen bestehend. Unter ihr ist die glockenförmige Schicht, die aus drei Zellen im Längsschnitt und Querschnitt besteht und auch mit der Oberfläche an denselben Stellen in Connex tritt, wie die der randständigen Anhänge der Folgeblätter.

[1]) Warming l. c. 16.

Die Spiraltracheïden bestehen nur aus zwei kurzen, neben einanderliegenden Zellen, an welche aus dem Stiel ein Gefäss tritt, Fig. 46. Fassen wir kurz zusammen, worin sich der Unterschied der randständigen Primär- und Folgeblattdrüsen ausdrückt, so ist es nur in der Quantität der beide zusammensetzenden Teile und in der kugeligen Form der ersteren gegenüber der elliptischen der letzteren.

Die oberständigen Drüsen zeigen eine von den randständigen abweichende Form und verschiedenen Bau. Die Gestalt derselben ist stumpf kegelförmig, jedoch so, dass der grösste Kreis etwas über der Ansatzstelle des Stieles liegt und sich in der Richtung auf dieselbe wieder etwas verjüngt. Der Querschnitt, Fig. 47, zeigt einen Kreis mit einem Centrum von Spiraltracheïden, um das sich drei Kegelmäntel legen. Um den Kern der Gefässe geht ein Mantel, der die glockenförmige Schicht zeigt, wieder kenntlich an den Verdickungen der radialen Wände. Sie stellt hier einen wirklichen Glockenmantel dar und tritt an der Stelle mit der Oberfläche in Connex, wo sich die Drüse nach dem Stiele zu wieder verjüngt (Fig. 48, 49). Um sie herum liegt jene Schicht von polygonalen dünnwandigen Zellen, die in der Zeichnung zuweilen unterbrochen ist, in der That aber einen vollen Mantel darstellt. Diese Unterbrechung rührt davon her, das an jenen Stellen die Zellen undeutlich waren, da es sehr schwer hält, durch diese kleinen Körper vollkommen gute Schnitte zu bekommen. Dann folgt das Epithelium. Die oberständigen Drüsen der Primärblätter sind ebenso gebaut, nur ist die Zahl der sie zusammensetzenden Elemente geringer.

Der Unterschied der Randdrüsen von den oberständigen beruht darin, dass bei den oberständigen alle Teile concentrisch geordnet, bei den Randdrüsen nach einer Seite hin, dass also die oberständigen Drüsen radiär, die rundständigen dorsi-ventral gebaut sind. Diese Dorsi-ventralität der Randdrüsen ist aber nicht von vornherein vorhanden. Im Gegenteil, bis zu einem gewissen Stadium der Entwickelung sind alle Drüsen gleich, sind ihre Anlagen endständig. Dann entsteht am oberen Ende des Stieles auf der unteren Seite eine Wucherung, wodurch die Drüsenanlage nach oben verschoben und zugleich der Drüsenteller gebildet wird (Fig. 50 a, b, c, 51). Dass die Primärblätter zuerst fast nur Randdrüsen besitzen, hat seinen Grund darin, dass diese Drüsen die zuerst angelegten sind.

Nepenthes destillatoria. Der einzige, der bis jetzt auf Grund der Entwicklungsgeschichte, so weit mir bekannt ist, es versucht hat, eine Deutung der Kannen von Nepenthes zu geben, ist Hooker.[1]) Auf seine Untersuchungen, sowie auf die aus seinen Beobachtungen gezogenen Schlüsse komme ich noch weiter unten zurück. Ich habe die Entwicklungsgeschichte der Kannen von Keimpflanzen von N. destillatoria untersucht und teile nun die Resultate, soweit sie sich an der geringen Zahl von Pflänzchen machen liessen, im Folgenden mit. Das jüngste Stadium, das ich erhielt, war ein kleiner kegelförmiger Körper mit einer ein Drittel von der Spitze entfernten deutlichen ovalen Vertiefung, von welcher eine schmale, schwache Rinne zu dem Grunde der Anlage führte. Diese Rinne war hervorgerufen durch eine wulstförmige Erhebung an beiden Seiten des Kegels. In Folge dessen lag die Spitze des Kegels tiefer, als der übrige Teil (Fig. 52). Vor der Vertiefung war noch eine schwache Erhöhung zu bemerken. In dieser Anlage sind schon alle Teile des Primärblattes von Nepenthes enthalten. Es repräsentiert die ovale Vertiefung die Anlage der Kanne, die Erhöhung vor derselben die des Deckels, die seitlichen Wülste sind Auswüchse des Blattgrundes, das spätere Phyllodium darstellend. Auf einem weiteren Stadium (Fig. 53 a, b) war die Rinne in der Mitte tiefer geworden, die beiden seitlichen Wülste hatten sich schon mehr erhoben und bildeten, wie man auf der Seitenansicht sehen konnte, an ihrem vorderen Teile eine Hervorwölbung nach der Rinne zu. Die ovale Öffnung hat sich nach innen fortgesetzt und zeigte schon die Neigung an, nach unten zu wachsen. Oberhalb dieser Öffnung hatte sich zu gleicher Zeit die vorher schwache Erhöhung stärker entwickelt und neigte sich schon schwach nach unten über die Öffnung. Hierdurch kam die Spitze des Kegels noch tiefer zu liegen, die nicht mehr so flach gerundet war wie vorher, sondern schon etwas in die Länge ausgezogen. Dieses Auswachsen in die Länge geht weiter beim nächsten Stadium (Fig. 54 a, b), zugleich machen sich an der Basis der Spitze zwei kleine seitliche Hervorwölbungen bemerkbar. Spitze sowohl wie die seitlichen Hervorwölbungen wachsen zu knopfförmigen Tentakeln aus. Die Anlage des Deckels macht ihr Weiterschreiten dadurch bemerkbar, dass sich die innere

[1]) Hooker 17.

Höhlung jetzt auch nach oben hin fortsetzt, was nur eine Wirkung des Hinüberwachsens der Deckelanlage ist. Im übrigen hat sich die Kanne nach rückwärts und unten vergrössert. Die beiden vorderen Fortsätze der Phyllodiumanlage, die beiden späteren Lappen darstellend, haben sich gleichfalls vergrössert. Die ganze Anlage ist jetzt anderthalbmal so gross wie die erste.

Das nun folgende Stadium (Fig. 55 a, b) zeigt die im Vorhergehenden angedeuteten Erscheinungen klarer. Die unteren seitlichen Wülste haben sich schon zu deutlichen Lappen ausgebildet. Der Deckel hat die Öffnung schon weiter überwachsen, wie auf der Seitenansicht deutlich zu sehen ist. Der Becher ist tiefer geworden. Die Spitze wächst immer mehr aus, und die an ihrer Basis im vorhergehenden Stadium kaum angedeuteten seitlichen Auswüchse haben sich sehr vergrössert. Jetzt fehlen einige Zwischenstufen. Das nächste Stadium, das ich erhielt, zeigte die Öffnung schon vollständig geschlossen (Fig. 56), die seitlichen Wülste waren schon als Lappen ausgebildet, die Spitze war direkt in einen Tentakel mit knopfförmigem Ende ausgewachsen, ebenso die beiden seitlichen Lappen an seiner Basis. Die Kanne selbst hatte sich bedeutend in die Tiefe verlängert. Die folgende Entwicklungsstufe (Fig. 57) zeigte sich dem fertigen Primärblatt schon sehr ähnlich. Es hatten sich auch noch mehr Tentakeln entwickelt. Im weiteren Verlauf (Fig. 58) löst sich der Deckel der Kanne, an dem noch verschiedene Tentakeln entstanden sind, und klappt sich zurück, jedoch so, dass seine Spitze nach der Mündung der Kanne überhängt. An dem seitlichen Lappen und auf der Kanne selbst können noch Tentakeln entstehen oder auch nicht. Wenn man das Blatt jetzt von vorn betrachtet, so hat es den Anschein, als ob der Deckel der Kanne die Spitze bildete. Dem ist aber nicht so. Wir haben vorhin gesehen, dass die Spitze des Kegels lang auswächst, ebenso zwei an seiner Basis entstehende seitliche Lappen. Diese sind scheinbar bei einer Ansicht von oben verschwunden. Betrachten wir dagegen das Blatt von seiner Unterseite, so sieht man halbwegs zwischen der durchscheinenden Mündung des Bechers und dem oberen Rande des Deckels die drei Tentakeln (Fig. 58b) deutlich höher stehend, als der sich über sie hinaus erstreckende Teil des Deckels. Von diesen drei Tentakeln ist der mittlere die eigentliche Spitze des Blattes,

welcher, wie wir es haben verfolgen können, aus dem direkten Auswachsen der Kegelspitze hervorgegangen ist.

Bei Nepenthes ampullaria[1]) können wir zwei Arten von Blättern unterscheiden. Es sind erstens die Blätter an den kriechenden Stämmen. Diese haben einen tonnenförmigen Becher mit zwei geflügelten Nerven, einen mehrere Centimeter langen, kräftigen, etwas gebogenen, aber nicht rankenden Stiel, so dass der Becher aufrecht steht. Am Grunde des Stieles, etwas stengelumfassend, war eine kleine spreitenförmige Verbreiterung zu bemerken. Dieselbe war etwas über einen Centimeter lang, an der Basis ebenso breit, nach oben hin sich rasch verschmälernd. Diese Blätter stehen dichtgedrängt an den kriechenden Stämmen, sie sind häufig etiolirt, wie mir Herr Prof. Dr. Goebel mitteilte. Zweitens sind die Blätter zu unterscheiden, die an den aufrecht wachsenden Sprossen, die Blüten trugen, vorkamen. Von dem Becher war beim flüchtigen Anschauen nichts zu sehen. Das Phyllodium war gross, lanzettlich und ging an seiner Spitze in eine Ranke über, welche erst dünn war und dann eine geringe Verdickung zeigte. Auf die Verdickung folgte eine geringe Einschnürung, jenseits welcher sich der sehr rudimentäre Becher befand, rudimentär insofern, als derselbe nur sehr klein war, sonst aber alle Teile in derselben Weise ausgebildet besass, wie die grossen Becher an den kriechenden Sprossen. Zwischen beiden Blattformen waren nach Mitteilung von Herrn Prof. Dr. Goebel Übergänge zu bemerken. Diese zwei äusserlich so verschiedenen Gebilde durchlaufen die ersten Entwicklungsstadien vollständig gleichmässig. Sie werden in derselben Weise angelegt. Im oberen Teile ist die Kanne und im unteren das Phyllodium. Letzteres fängt an und umwächst den Vegetationspunkt nebst den jungen Blattanlagen mantelartig. Ist dies geschehen, so hört das Wachstum des Phyllodiums bei den kriechenden Stämmen ziemlich bald auf, während sich dann die Kanne und der Blattstiel weiterentwickeln. Bei den Blüten tragenden Sprossen dagegen bleibt die Kanne in ihrer Entwicklung stehen, sobald sie sich geschlossen hat. Auch der untere Teil des Phyllodiums hält bald

[1]) Ich verdanke dieselbe Herrn Prof. Dr. Goebel, der sie von Singapore mitgebracht und mir bereitwilligst zur Verfügung gestellt hat. Bestimmt wurde sie nach der Tabelle in 11. pag. 44.

mit seiner Entwicklung auf, während der über den eingeschlossenen Blattanlagen sich befindliche Teil desselben sich mächtig weiterentwickelt und sich nach innen umschlägt. Durch diese ungleiche Entwicklung des unteren und oberen Teils des Phyllodiums kommt es, dass wir im erwachsenen Zustande ein in einen kurzen Stiel verschmälertes haben, während in der ursprünglichen Anlage der untere Teil der breitere war, wie er es an den Blättern der kriechenden Sprosse auch im erwachsenen Zustande noch ist. Wir sehen also, dass zwei der Anlage nach ganz gleiche Gebilde zu so verschiedenen auswachsen können. Auch an den Ranken solcher Nepenthesarten, die normal immer eine Kanne tragen, z. B. N. phyllamphora, lässt sich dieselbe auch dann noch nachweisen, wenn sie in Folge mangelhafter Cultur verkümmert ist.

Gehen wir nun an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu einer Deutung der einzelnen Teile des Nepenthesblattes über. Es ist allgemeine Regel im Pflanzenreiche, d. h. bei den Phanerogamen, die hier ja nur in Betracht kommen können, dass bei einer jungen Blattanlage zuerst Blattgrund und Blattspreite angelegt werden. Übertragen wir nun diesen Satz auf unsere Fig. 52 oder noch besser auf Hooker's Fig. 1 b, so wird der Teil der Anlage, in der sich die Vertiefung findet, als Blattspreite, der Rest als Blattgrund aufzufassen sein. Zwischen beide schiebt sich genau wie bei anderen Blättern ein schmales Stück, der Blattstiel, ein. Demnach wäre das Phyllodium der spreitenartig verbreiterte Blattgrund, was bei Nepenthes ampullaria an den Kannen tragenden Blättern auch noch im erwachsenen Stadium zu sehen ist, der Stiel oder die Ranke der Blattstiel und die Kanne die Blattspreite. Fällt nun der Blattstiel aus, so bekommt die Kanne eben jene Flügel des verbreiterten Blattgrundes, wie sie die Primärblätter zeigen, die auf dem Stadium des Primordialblattes stehen geblieben sind, dasselbe aber zu bedeutender Grösse ausgebildet haben.

Wenn man nun hiergegen, wie's von Wunschmann[1]) gethan ist, einwenden wollte, dass einer solchen Deutung das Vorkommen wirklich gestielter Blätter entgegenstehe, so glaube ich, diesen Einwand hinreichend durch die vorher mitgeteilte ungleiche Entwickelung des Blattgrundes von N. ampullaria an

[1]) Wunschmann 11. pag. 12.

den Blütensprossen widerlegt zu haben. Die Deutung, die Wunschmann selbst giebt, Phyllodium, Ranke und Becher als Teile der Lamina aufzufassen, ist doch wohl etwas zu gezwungen, als dass sie Anspruch auf Geltung machen könnte.

Von den übrigen Ansichten ist zunächst die widerlegt worden,[1]) welche den Deckel als die Blattspreite aufgefasst wissen will, so dass es überflüssig erscheint, auf diese noch einmal einzugehen.

Die von Hooker gefundenen Thatsachen stimmen mit den meinigen vollkommen überein, wenn ich auch seiner Deutung der Kanne als einfache Drüse widersprechen muss. Was ihn dazu bewogen hat, war der Umstand, dass die Vertiefung aus einem loseren parenchymatischen Gewebe bestehen sollte, als die übrigen Teile des Conus und auch ein glänzenderes Aussehen besitzen sollte. Was nun das erste anbelangt, so kann ich dasselbe nicht bestätigen für Nepenthes destillatoria. Die Höhlung ist von einer eben solch festen enggeschlossenen Epidermis ausgekleidet wie der übrige Teil des Kegels. Zu dem zweiten Teile muss ich bemerken, dass ich das hellere Aussehen dieser Stelle auch bemerkt habe, dass ich es aber einfach darauf zurückführe, dass an jener Stelle das Gewebe nicht so dick, wie an den übrigen Stellen des Conus war und in Folge dessen das Licht besser durchliess und so das glänzendere Aussehen bekam.

Nach diesen Auseinandersetzungen, glaube ich, kann wohl kein Zweifel mehr herrschen, dass das Phyllodium als der verbreiterte Blattgrund, die Ranke als der Stiel und der Becher nebst Deckel als Spreite aufzufassen ist, eine Auffassung, wie sie mit derjenigen harmoniert, die Eichler[2]) von den Schlauchblättern von Cephalotus follicularis und Goebel[3]) von den kannenähnlichen Blättern aller Insektivoren giebt.

Cucurbitaceen.

Bei der Keimung zeigen die Cotyledonen zuweilen Unregelmässigkeiten. So waren bei einem Exemplar von Cucurbita melanosperma dieselben zu einem Becher verwachsen, von dessen Grunde sich die Sprossachse erhob. Bei Abobra viridiflora

[1]) Eichler 18. pag. 197.
[2]) Eichler 18. pag. 193 u. ff.
[3]) Goebel 3. pag. 238 u. ff.

hatte sich der eine Cotyledo zum Laubblatt ausgebildet. Die zuerst auftretenden Blätter sind für gewöhnlich etwas einfacher gestaltet als die folgenden. Jedoch sind es nicht diese, die uns beschäftigen sollen, sondern vielmehr die Ranken und die Vorblätter. Letztere fehlen den fertigen Pflanzen, mit einer Ausnahme, auf die wir noch weiter unten zu sprechen kommen.

Die Ranken sind gewöhnlich erst rudimentär. Von den 22 Arten, die zur Keimung verwandt wurden, besassen 19 als Keimpflanzen rudimentäre, zwei nicht rudimentäre und eine überhaupt, auch später keine Ranken. Die Anzahl der Arten, welche Vorblätter besass, war noch geringer, doch glaube ich, dass bei mancher Art noch solche zu finden sind, falls eine grössere Anzahl Exemplare zur Verfügung stehen. Rudimentäre Ranken traten gewöhnlich in der Achsel des ersten Blattes auf. Ein Auftreten von Ranken in der Achsel der Cotyledonen, wie Müller[1]) bei Cyclanthera pedata beobachtet hat, ist bei den von mir untersuchten Arten nicht vorgekommen. Am spätesten traten die Ranken bei einem Zierkürbis, dem „Regenschirm" auf. Hier waren sie erst beim siebten Blatte zu bemerken. Bei dem ersten Auftreten der Ranken am ausgewachsenen Knoten zeigen sie sich oft erst als kleine Höcker am Blattgrunde. Dieser kleine Höcker wird bei den folgenden Knoten grösser, er zieht sich fadenförmig aus und hat nun die Funktion einer Ranke. Früher oder später bemerkt man dann an dieser primären Ranke die Anlage der verzweigten Ranken. Es treten zuerst tief unten an der primären Ranke kleine Rudimente auf, die sich häufig nur als Höckerchen repräsentiren. Es sind dies die ersten Andeutungen zur Verzweigung. Bei dem weiteren Wachstum treten zuweilen erst winzige dünne Ranken auf, die meist in der Knospenlage verharren, d. h. aufgerollt sind. Zwischen ihnen sieht man zuweilen noch einen kleinen Höcker. Die Zahl dieser Ranken nimmt rasch zu, auch verlängern sie sich sehr bedeutend. Mit dieser Zunahme an Zahl und Grösse ist auch eine Platzveränderung verbunden. Anfangs stehen die secundären Ranken, wie wir sie einmal bezeichnen wollen, wie schon erwähnt, tief unten an der primären Ranke, ungefähr $^1/_2$—1 cm und etwas mehr von der Ansatzstelle der letzteren entfernt. Mit dem kräftigeren Wachstum finden wir sie

[1]) Müller 19. pag. 99.

immer höher an der primären Ranke, die sich auch noch bedeutend vergrössert hat, entspringen. Die primäre Ranke ist immer die grösste. Die sekundären Ranken stehen in spiraliger Anordnung, was sich eben dann gut erkennen lässt, wenn sie nicht scheinbar von einem Punkt entspringen, sondern in grösseren Abständen.

Das Auftreten der Vorblätter beschränkt sich auf die Keimpflanzen. Im erwachsenen Stadium sind sie nicht mehr vorhanden, ausgenommen Benincasa cerifera, von der wir vorläufig absehen. Es zeigen nicht alle Individuen derselben Species Vorblätter, bei dem einen können sie fehlen, bei dem andern vorhanden sein. Auch hinsichtlich ihrer Zahl an den Pflanzen lassen sich grosse Unterschiede constatieren. Sie besitzen dieselbe Stellung wie die Ranken, an der Basis des Blattgrundes, und gewöhnlich trägt der Knoten keine Ranke, der ein Vorblatt besitzt. Ihre Gestalt ist sehr verschieden. Gewöhnlich gleichen sie normalen Blättern in ihrer Form, in ihrer Grösse stehen sie weit hinter denselben zurück. In diesem Falle sind sie von mehreren Nerven durchzogen. Allein die Vorblätter erleiden auch Veränderungen. Bei Coccinia indica z. B., wo sich dieselben ziemlich lange erhalten, sind die Vorblätter zuerst wie kleine normale Blätter gestaltet, mit deutlicher Sonderung in Blattstiel und Blattspreite, letztere gebuchtet und ausgerandet, wie das normale Blatt. Später werden sie kleiner, der Stiel verschwindet ganz, die Buchten an dem Blattrande gehen zum grossen Teil verloren, die ganze Gestalt wird eine andere. Während das erste Blatt ungefähr dreieckig war, ist dies spatelförmig, mit dem schmäleren Ende festgewachsen, an dem breiteren noch einige Ausbuchtungen zeigend. Bei Momordica balsamina, wo die Vorblätter auch ziemlich regelmässig auftreten, ist es ähnlich. Hier kamen Formen vor, die schmal geworden waren, deren Lamina nur noch auf einer Seite des Mittelnervs ausgebildet war. Die Blattzähne, wo Nerven endigten, waren sehr spitz ausgezogen, kurz das ganze Blatt machte den Eindruck, als ob es sich zur Ranke hätte ausbilden wollen. Bei Trochosanthes anguina fanden sich Vorblätter von der Form der Laubblätter, aber mit einem für die Grösse der Blattspreite langen dünnen, rankenförmigen Stiel. Eine Eigentümlichkeit der Vorblätter will ich noch erwähnen. Sie wachsen nämlich häufig am Blütenstiel empor, so dass sie sich oft erst vor der Blüte abtrennen.

Benincasa cerifera zeichnet sich vor den übrigen Cucurbitaceen dadurch aus, dass sie während ihrer ganzen Vegetationsperiode Vorblätter besitzt und zwar immer so, dass an demselben Knoten sich auf der einen Seite ein Vorblatt befindet, auf der anderen eine Ranke, während die übrigen Cucurbitaceen nur selten an demselben Knoten Ranke und Vorblatt zeigen. Die ersten Knoten besitzen bei Benincasa cerifera weder Ranke noch Vorblatt. Beim vierten bis siebten Knoten tritt beides auf. Dann kommt es bei den nächsten Knoten gar nicht so selten vor, dass zu beiden Seiten des Deckblattes Vorblätter vorhanden sind. Bei den übrigen Cucurbitaceen wurde nur einmal ein Knoten gefunden, an dem sich zwei Vorblätter befanden. In diesem Falle fehlt dann jedesmal die Ranke. Das erste Vorblatt hat eine mehr oder minder dreieckige Gestalt, mit einigen seitlichen Einbuchtungen, sitzend mit breiter Basis und von einem oder zwei Nerven durchzogen. Das folgende besitzt eine konische Gestalt mit einem Mittelnerv, von dem sich stärkere und schwächere Seitennerven abzweigen. Die jetzt kommenden zeigen durchweg dieselbe Gestalt. Sie sitzen mit mehr oder minder breiter Basis am Grunde des Blütenstiels, der aus dem Achselspross sich gebildet hat, haben einen deutlichen entwickelten Mittelnerv mit zahlreichen Seitennerven. Ihre seitlichen Ränder sind nach innen umgeschlagen, die Mitte des Blattes ist vertieft, so dass das Ganze eine kahnförmige Gestalt erhält. Bei Benincasa wurden auch Vorblätter gefunden, an denen sich Stiel und Lamina zwar unterscheiden liess, die letztere war jedoch so schwach entwickelt, dass es mehr den Eindruck einer Ranke als eines Vorblattes machte.

Die Ranken sind zuerst, wie bei den meisten Cucurbitaceen rudimentär. Mit dem Erstarken der Keimpflanzen wachsen sie aus und erhalten Verzweigungen.

Die Entwickelungsgeschichte der Primärranken wurde an Benincasa cerifera, die der verzweigten an Citrullus Colocynthis untersucht.

Bei Benincasa cerifera haben wir an jedem Stengelknoten, so lange die Pflanzen noch jung sind, das Deckblatt und in seiner Achsel eine Ranke, Blüte und ein Vorblatt, und zwar steht letzteres nach der Hauptachse zugewandt und umfasst mit seinem Grunde die Blüte halb: die Ranke steht vom Stamme abgewandt. An der Spitze des Vegetationspunktes finden wir

die jungen Blattanlagen ohne Achselknospen. Erst etwas tiefer sind dieselben entwickelt. Die Achselknospe sondert sich bald in drei Teile, zwei seitliche Höcker und einen mittleren (Fig. 59). Beide seitlichen Höcker entstehen gleichzeitig und in derselben Höhe am Achselspross. Verfolgen wir sie weiter, so sehen wir, dass derjenige, der sich der Hauptachse zunächst befindet, sich in der Mitte ausweitet, wodurch ein hohler Raum entsteht. Zugleich fasst er etwas mit seiner Basis um den mittleren Höcker herum. Die auf der anderen Seite befindliche Anlage streckt sich blos in die Länge. Wir sehen hierin schon den Unterschied und errathen unschwer, dass der erstere das Vorblatt, der andere die Ranke bildet. Ursprünglich sind beide Anlagen gleich, beide ein Vorblatt darstellend. Die Anlage des Vorblattes entwickelt sich nun weiter und erhält zwei seitliche Einbuchtungen (Fig. 60). Wir haben hier also auch die Anlage des Blattes aus drei Lappen bestehend, wie alle Cucurbitaceenblätter angelegt werden. Diese seitlichen Lappen sind jedoch im erwachsenen Zustande nicht mehr oder nur selten aufzufinden, da sie sich nicht weiter entwickeln. Dass der zweite seitliche Höcker zur Ranke wird, zeigt sich bald, indem seine Spitze nach einiger Zeit anfängt sich umzubiegen, welches der Anfang der spiraligen Einrollung der Ranken ist. Bemerken will ich noch, dass bei den Rankenanlagen eine Spreite angedeutet wird, dass dieselbe aber bei der Weiterentwickelung keinen Anteil hat. [1])

Wir sehen also, dass aus der gleichen Anlage sich zwei verschiedene Gebilde gestalten. Wir können nach diesem nicht zweifeln, dass die Primärranken umgebildete Vorblätter sind. Nun finden wir aber noch weitere Achselsprosse, auch bei den Keimpflanzen. Diese entstehen in der Rankenachsel.

Wir verlassen jetzt die einfachen Ranken und wenden uns zu den verzweigten. Dieselben treten nicht gleich in ihrer Vollständigkeit auf. Man kann bei Keimpflanzen, die im erwachsenen Stadium sehr vielarmige Ranken besitzen, solche mit jeder Zahl bis zur definitiven finden. Am Vegetationspunkte entsteht in der Achsel des dritten Deckblattes ungefähr eine Achselknospe. Diese sondert sich bald in mehrere ziemlich selbstständige Knospen. Von diesen stellt (Fig. 63 p_2) die ausser-

[1]) cf. Goebel 3. pag. 239.

halb der Achsel des Deckblatts gelegene Knospe[1]) die Anlage des Rankenträgers dar. An ihr entsteht bald die erste Ranke (Fig. 64 p. r.), die sich wie die Anlage eines Vorblattes darstellt. Sie entwickelt sich am kräftigsten. Aus dem Rest der Knospe entwickeln sich dann die anderen Ranken. Allein bis zur Anlage der ersten Ranke verstreicht eine grössere Zeit — von der Anlage der Primärranke an gerechnet — als zwischen der Anlage zweier aufeinanderfolgender Ranken. Mit der Anlage der Rankenarme erfolgt eine Streckung des ganzen unteren Teils der Anlage. Die erste Ranke, die wir als Vorblatt deuten, hat mit dem Achselspross einen Teil gemeinsam. Dieser gemeinsame Teil ist es, der durch sein Auswachsen den Anschein bewirkt, als ob der Vegetationspunkt der übrigen Ranken an der Primärranke hinaufgewachsen sei.

Diese Untersuchungen stimmen mit denen von Warming vollkommen überein, bis auf die Deutung der ersten Ranke. Warming hält dieselbe für gleichwertig den übrigen Ranken, wir fassen sie als Vorblatt auf und kommen nun zu folgenden Schlüssen:

1) Die bei der Keimung zuerst auftretenden einfachen Ranken sind als umgebildete Vorblätter aufzufassen, deren Achselspross nicht entwickelt ist. Gestützt wird diese Behauptung einerseits durch das Vorkommen von Übergängen von Vorblättern zu Ranken, durch das Vorkommen zweier Vorblätter an einem Knoten und keiner Ranke, andererseits dadurch, dass wir einfache Ranken finden, die den im Übrigen verkümmerten Vegetationspunkt noch als kleinen Höcker tragen.[2])

2) Die verzweigten Ranken bestehen aus dem Vorblatt und dem an diesem hinaufgewachsenen Teil der übrigen Knospe. Sie ist also als Spross aufzufassen. Auch steht hiermit das Hinaufwachsen von Vorblättern an den Blüten sehr wohl in Einklang. Aus diesen beiden Resultaten ergiebt sich:

3) Die einfachen Ranken sind nach Anlage der Primärranke stehengebliebene Bildungen.

Hieran wollen wir noch einige Worte über die schildförmigen Blätter anknüpfen. Die Primärblätter sind entweder gar nicht schildförmig, oder doch nicht so stark, Umbilicus ausgenommen.[3]) So sind die gefiederten Blätter von Lupinus an

[1]) cf. Warming 20. pag. XXIX. d. frz. Résumés u. Tab. V. Fig. 15v⁴, 16v⁴.
[2]) cf. Müller 19. pag. 140, cf. 20. Tab. V. Fig. 31.
[3]) cf. Goebel 3. pag. 234 u. ff.

Keimpflanzen nicht schildförmig, da die der Sprossachse zugewandten Fiedern noch fehlen. Ein solches Stadium macht aber jedes Blatt durch, wie reich es auch gefiedert sein möge. Verfolgt man die Entwicklungsgeschichte, so findet man das Lupinusblatt wie ein gewöhnliches gefiedertes Blatt angelegt mit basipetaler Anlage der Fiedern. Früher oder später, je nachdem die Pflanzen entwickelt sind, tritt von den beiden untersten Fiedern ein Querwulst auf, der sich auch wieder in Fiedern zerlegt. Auf diese Weise kommt die Stellung des Blattstieles zu stande.

Besser noch als die Primärblätter von Lupinus den Übergang zur Schildform zeigen, thun es die von Hernandia sonora. Beim ersten Blatt geht der Blattstiel direkt in die Spreite über. Letztere ist schmal - lanzettlich. Das zweite Blatt zeigte schon eine Verbreiterung der Spreite am unteren Ende, jedoch bildeten der Stiel und der Mittelnerv des Blattes noch eine gerade Linie. Die Verbreiterung nahm am unteren Ende mehr zu, wie auch die ganze Blattspreite grösser wurde beim folgenden Blatte. Auch ging jetzt schon nicht mehr der Stiel gerade in den Mittelnerv über, sondern sie bildeten einen Winkel mit einander. Das jetzt folgende Blatt zeigte nur in dem Winkel von Blattstiel und Nerv einen Unterschied, sonst war es wie das vorhergehende. Das fünfte Blatt zeigte eine Andeutung zur Schildform, indem vom unteren Teile der Lamina sich zwei Lappen über den Blattstiel erstreckten. Ihre Vereinigung hätte das Blatt zu einem schwach schildförmigen gemacht, wie es das folgende war.

Es unterliegt für uns gar keinem Zweifel, dass die nun folgenden schildförmigen Blätter, in ähnlicher Weise wie bei Lupinus, die Stadien der Primärblätter durchlaufen, und dass uns letztere das ursprünglichere Verhalten vorführen.

Die Arbeit wurde im botanischen Institute zu Rostock unter Leitung des Herrn Prof. Dr. Goebel angefertigt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Goebel hiermit meinen Dank auszusprechen für das rege, stetige Interesse, das derselbe der Arbeit schenkte. Auch Herrn Dr. Oltmanns, der die Arbeit während des Aufenthaltes des Herrn Professor in Ceylon und Java leitete, bin ich zu Dank verpflichtet.

Rostock, im October 1886.

Litteratur.

1. Sadebeck, Die Entwicklung und das Wachstum des Farnblattes. Jahresbericht der Friedrichs-Realschule von Ostern 1873—1874. Berlin.
2. Kny, Die Entwickelung der Parkeriaceen, dargestellt an Ceratopteris thalictroides. Nova acta Acad. Leop. Carol. Bd. 37 Nr. 4.
3. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk, Handbuch der Botanik, Bd. III.
4. Goebel, Systematik.
5. Thomas, Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen Laubblätter. Pringsheim, Bd. IV.
6. Berthold, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Coniferen Blätter. Dissertation.
7. Scheit, Die Tracheïdensäume der Blattbündel der Coniferen. Zeitschrift f. Naturw. XVI.
8. Stahl, Über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Zeitschr. f. Naturw. XVI.
9. Nietschke, bot. Ztg. 1860. Wachstumsverhältnisse des rundblättrigen Sonnenthaus.
   Ders., Morphologie von Drosera rotundifolia
   Ders., Anatomie von Dr. rotundifolia. } Bot. Ztg. 1861.
10. Irmisch, Bemerkungen zu der deutschen Flora, Flora 1855.
11. Wunschmann, Über die Gattung Nepenthes, Dissert.
12. Tittmann, Das Keimen der Pflanzen.
13. Hildebrand, Über Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen, Neue Flora 1875.
14. Darwin, Insektenfressende Pflanzen.
15. Delbrouck, Die Pflanzenstacheln im Hanstein 1875.
16. Warming, Om Forskyellen mellem Trichomer og Epiblastemer af höjere Rang, Videnskabelige Medelser fra den naturhist. Forening in Kjobenhavn 1872.
17. Hooker, On the origin and development of the pitchers of Nepenthes. Transactions of the Linnean Society 1857.
18. Eichler, Über die Schlauchblätter von Cephalotus follicularis, Jahrbuch des bot. Gartens zu Berlin, 1, VI.
19. Müller, Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen, Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IV, Heft 2.
20. Warming, Forgrenings forhold hos Fanerogamerne.
21. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen.
22. Hildebrand, Der Bau der Coniferenspaltöffnung und einige Bemerkungen über die Vertheilung derselben. Bot. Ztg. 1860.
23. Zimmermann, Über das Transfusionsgewebe, Flora 1880.
24. Möbius, Untersuchungen über die Morphologie und Anatomie der Monokotylen ähnlichen Eryngien. Pringsheim, Bd. XIV.